Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen

von

J. v. Wiesner,

w. M. k. Akad.

(Vorgelegt in der Sitzung am 2. März 1911.)

Einleitung.

Die Studien über die Lichtlage der Blätter werden ebensowenig als jene über den Lichtgenuß der Pflanzen in Bälde abgeschlossen werden können. Denn das Zustandekommen der Lichtlage der Blätter erscheint uns heute, trotz vieler hierüber angestellter Untersuchungen, noch sehr rätselhaft. Voraussichtlich wird erst ein reiches, zumeist noch zu erhoffendes Beweismaterial uns Anhaltspunkte zur kausalen Erklärung dieser Erscheinung geben. Und die unendliche Abstufung des Lichtgenusses der Pflanzen wird noch vieler Feststellungen im einzelnen bedürfen, um einen vollständigen Überblick über die in der Natur ausgeprägten Formen des Lichtgenusses zu gewähren und den Zusammenhang zwischen dieser Erscheinung einerseits, dem Lichtklima der Erde, der geographischen Verbreitung der Gewächse und den physiologischen und morphologischen Charaktereigentümlichkeiten der Pflanze andererseits völlig klarzumachen.

In meinem Werke »Der Lichtgenuß der Pflanze«[1] sind wohl nach den beiden genannten Richtungen einige, wie ich glaube, wichtige Grundlinien gezogen: allein bei der Abfassung

[1] Leipzig, Engelmann, 1907.

jenes Werkes war ich mir darüber klar, daß mit demselben das große Problem der Anpassung der Pflanze an die Lichtstärke noch nicht zum Abschluß gebracht werden wird. Es sollte nur die Bilanz aus dem damals schon vorgelegenen großen Material gezogen und insbesondere zu weiteren Studien über diesen im wesentlichen doch neuen und von den Naturforschern doch noch lange nicht genügend gewürdigten Gegenstand Anregung gegeben werden.

Ich habe deshalb nach Abschluß des genannten Werkes meine diesbezüglichen Studien nicht eingestellt, war vielmehr bemüht, nicht nur vorhandene Lücken auszufüllen, sondern auch neue Gesichtspunkte zu gewinnen, um ein allseitiges Verständnis der beiden genannten Phänomene zu fördern.

Innerhalb der weiten Grenzen des Lichtgenußproblems habe ich einige einschlägige prinzipielle Fragen des Lichtgenusses zu lösen versucht [1, 2] und die Methodik der Bestimmung der Lichtlage zu vervollkommnen getrachtet.[3]

Im nachfolgenden fasse ich die in den letzten drei Jahren von mir angestellten Beobachtungen über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen zusammen. Dieselben lassen bereits mancherlei Verallgemeinerungen zu, welche, wie ich glaube, einige Fortschritte nach beiden Richtungen in sich schließen.

Erster Abschnitt.

I. Die Lichtlage der Blätter.

Das Laubblatt erfordert zu seiner Entwicklung, zur Erfüllung seiner spezifischen Funktionen und zu seinem normalen Bestand die Einwirkung des Lichtes. Dies ist ja allgemein

---

[1] Bemerkungen über den Zusammenhang von Blattgestalt und Lichtgenuß. Diese Sitzungsberichte, Bd. 117 (1908).

[2] Über die Veränderung des direkten Sonnenlichtes beim Eintritt in die Laubkrone der Bäume und in die Laubmassen anderer Gewächse. Diese Sitzungsberichte, Bd. 118 (1909).

[3] Eine Methode zur Bestimmung der Richtung und Intensität des stärksten diffusen Lichtes eines bestimmten Lichtareals. Diese Sitzungsberichte, Bd. 119 (1910).

bekannt, es ist aber auch zahlenmäßig nachgewiesen, daß zum Gedeihen der betreffenden Pflanze ein bestimmtes Ausmaß von Licht erforderlich ist und die Gewächse in dieser Beziehung sich außerordentlich verschieden verhalten, nämlich einen höchst verschiedenen Lichtgenuß aufweisen.

Zur Aufnahme des erforderlichen Lichtes nimmt das Blatt entweder eine Lage ein, welche keine Beziehung zur Richtung des wirksamen Lichtes aufweist, oder aber seine Lage steht in einer festen Beziehung zur Einfallsrichtung jenes Lichtes, welches in der Pflanze zur Wirkung gelangt. Die Blätter der ersten Kategorie habe ich aphotometrische, die der zweiten Kategorie photometrische genannt.[1]

II. Das aphotometrische Blatt.

Soweit ich bis jetzt auf Grund einer reichen, aber, wie ich gerne gestehen will, noch lange nicht ausreichenden Erfahrung das Vorkommen des aphotometrischen Blattes zu überblicken vermag, scheint dasselbe hauptsächlich jenen Gewächsen eigen, die auf einen hohen relativen Lichtgenuß angewiesen sind, die also von dem ihnen dargebotenen Gesamtlicht sehr viel aufzunehmen vermögen. Damit ist aber auch schon gesagt, daß der relative Lichtgenuß dieser Gewächse nur innerhalb enger Grenzen schwankt.

Der absolute Lichtgenuß dieser Pflanzen muß deshalb noch kein hoher sein. Es geht vielmehr aus meinen Erfahrungen hervor, daß das aphotometrische Blatt bei geringem absolutem Lichtgenuß ebenso zur Ausbildung kommen kann wie bei sehr hohem.

Ersterer Fall bildet bei hocharktischen Gewächsen geradezu die Regel. Diese Gewächse unterliegen ja wegen niederen Sonnenstandes keinem hohen Lichtgenuß; eine Einschränkung des Lichtgenusses durch Beschattung kommt bei diesen Pflanzen fast gar nicht vor und eine starke Einschränkung der Beleuchtung durch die Konfiguration des Bodens kann bezüglich dieser Gewächse nur als ein Ausnahmsfall angesehen werden.

---

[1] Über die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. Biologisches Zentralblatt, Bd. XIX, Nr. 1 (1899).

Man wird also begreifen, daß das Blatt der hocharktischen Vegetation keine Lichtökonomie zu treiben braucht und dennoch ausreichend viel Licht bekommt. Ich werde später auf das euphotometrische und auf das panphotometrische Blatt einzugehen haben, von welchen das erstere im vollendetsten Maße der haushälterischen Verwendung des Lichtes dient, das letztere allzu starkes Sonnenlicht abzuwehren berufen ist. Diese Formen der Anpassung des photometrischen Blattes an die Beleuchtung kommen im hocharktischen Gebiete, also an den polaren Grenzen der Vegetation, entweder nicht oder nur ausnahmsweise vor und sind nur in sehr unvollkommenem Maße — also gewissermaßen nur rudimentär — ausgebildet. Darüber folgt später Näheres bei Betrachtung des euphotometrischen und panphotometrischen Blattes.

Im hocharktischen Gebiete bildet also das aphotometrische Blatt die Regel. Es gibt jedoch auch hier schon, wie gesagt, mehr oder minder deutlich ausgesprochene Anfänge photometrischer Blätter.[1] Solche unvollkommen oder rudimentär ausgebildete photometrische

[1] In meiner Abhandlung über den Lichtgenuß der Pflanzen im arktischen Gebiete (diese Sitzungsberichte, Bd. 109 [1900], p. 371) habe ich im tatsächlichen dasselbe gesagt, nur war die Terminologie der Darstellung insofern eine andere, als ich damals unter panphotometrischen Blättern kurzweg die Sonnenblätter verstand, während ich heute darunter nur jene Sonnenblätter verstehe, welche starkes Sonnenlicht in schon äußerlich erkennbarer Weise (durch die Lage des Blattes oder seiner Teile) abwehren, dabei aber doch noch genügend viel diffuses Licht aufnehmen. In der genannten Abhandlung sagte ich ausdrücklich, daß ausgesprochene Abwehr des Sonnenlichtes an dem hocharktischen Blatte nicht zu finden ist (l. c., p. 393). Wie deutlich ich schon damals auf den vorherrschend aphotometrischen Charakter des Blattes der hochnordischen Pflanzen hinwies, geht aus folgender Stelle meiner Abhandlung hervor. Ich sagte bezüglich des hocharktischen Laubblattes (p. 394): Stumpf in seiner Reaktion gegen das Licht, ist im allgemeinen das Blatt in seiner Lage zum Lichte (»fixe Lichtlage«) im hocharktischen Vegetationsgebiete keine fest orientierte. Nachteile erwachsen der Pflanze aus diesem Lageverhältnisse nicht, denn der Unterschied in der Lichtintensität der verschiedenen Himmelsteile ist hier ein so geringer wie in keinem anderen Vegetationsgebiet; es steht somit dieser geringe Grad der Reaktion des nordischen Blattes gegen die richtende Kraft des Lichtes im Einklange mit dem geringen Beleuchtungsunterschiede der verschiedenen Himmelsteile.

Blätter habe ich früher schon als oligophotometrische bezeichnet.[1]

Das aphotometrische Blatt ist aber auf das arktische Vegetationsgebiet nicht beschränkt; es kommt vielmehr in allen anderen Vegetationsgebieten vor, selbst in der äquatorialen Zone. Es kommt aber doch gewöhnlich nur zur Ausbildung, wenn die Pflanze eine solche Lichtfülle bekommt, daß sie mit dem Lichte nicht ökonomisch umzugehen braucht, und wenn sie auch sonst so organisiert ist, daß ihr direktes Sonnenlicht keinen Schaden bringt.

Auch die in gemäßigten, warmen und heißen Gebieten auftretenden Gewächse mit aphotometrischem Laube sind durch hohen relativen Lichtgenuß und durch enge Grenzen desselben wie die nordischen Gewächse dieser Kategorie ausgezeichnet; sie unterscheiden sich von diesen aber durch hohen absoluten Lichtgenuß.

Zahlreich sind die Pflanzen mit aphotometrischem Laub in allen warmen und heißen Gebieten zu finden. Man kann sagen, daß fast alle jene dort vorkommenden Gewächse mit langgestreckten linealen Blättern, insbesondere solche, welche mit konzentrischem oder angenähert konzentrischem Baue den aphotometrischen Charakter an sich tragen; bei stärker hervortretendem dorsiventralen Baue stellt sich schon Neigung zur Photometrie ein (oligophotometrische Blätter). Aber selbst bei gut ausgeprägter blattartiger Gestalt und deutlich dorsiventralem Baue kann in warmen und heißen Gebieten das Blatt den aphotometrischen Charakter an sich tragen. Als Beispiel führe ich die bekannte, häufig kultivierte *Araucaria imbricata* an, deren bis 9 *cm* lange und bis fast 1 *cm* breite Blätter gar keine bestimmte Neigung zum einfallenden Lichte darbieten, unter demselben Winkel zur tragenden Achse stehen, welche Lage der Sproß auch zeigen mag. Nur an dem vertikal gerichteten Hauptstamm sind die Blätter stärker aufgerichtet, bilden also einen kleineren Winkel zur tragenden Achse als an den anderen Sprossen. Aber auch diese Blätter können noch als aphotometrische angesehen werden.

---

[1] Lichtgenuß, p. 74.

Als Beispiel einer Pflanzengattung, welche in kalten und gemäßigt temperierten Gebieten vorkommt, aber überall den aphotometrischen Charakter bewahrt, nenne ich das Genus *Pinus*.

Der aphotometrische Charakter des Föhrenblattes (Föhrennadel) spricht sich ebenso deutlich im anatomischen Baue wie im physiologischen Verhalten aus, wie ich schon früher auseinandersetzte.[1] Die Föhrennadel ist im wesentlichen konzentrisch gebaut und speziell das grüne Mesophyll befindet sich in ausgesprochen konzentrischer Anordnung, so daß das Licht von allen Seiten her auf die Chlorophyllkörner treffen kann. Die Lage der ausgewachsenen Föhrennadel hat gar keine Beziehung zum Lichteinfall, was sich schon dadurch zu erkennen gibt, daß ihre morphologischen Oberseiten ebenso häufig nach unten als nach oben gekehrt erscheinen. Eine dem photometrischen Blatte stets innewohnende Tendenz, die morphologische Oberseite des Blattes dem Lichte zuzuwenden, besteht gar nicht. Der sonst im Blatte so scharf ausgeprägte epinastische Charakter fehlt in der Regel den aphotometrischen Blättern.

Der hohe Lichtgenuß unserer auf starkes Sonnenlicht angewiesenen Föhren (*Pinus silvestris* und *P. nigricans*) bringt es mit sich, daß fast jede Nadel derselben bei Sonnenschein vom direkten Sonnenlichte getroffen wird. Da die Richtung der Sonnenstrahlen sich fortwährend ändert und das Blatt bezüglich der Beleuchtung eine unbestimmte, wenn auch nach Beendigung des Wachstums unveränderliche Lage besitzt, so ist es begreiflich, daß die Sonnenstrahlen, von welcher Richtung sie auch kommen mögen, zu den Chlorophyllkörnern gelangen können, wie ja selbstverständlich auch das diffuse Licht am Tage fortwährend die Chlorophyllkörner erreicht. In beiden Fällen wird dem Blatte ein großer Lichtüberschuß dargeboten, so daß eine ökonomische Ausnützung des Lichtes nicht not-

[1] Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke, l. c., p. 11; Über die anatomischen Verhältnisse des aphotometrischen Blattes der hochnordischen *Cassiope tetragona*; Lichtgenuß im arktischen Gebiete, l. c., p. 399 ff.; ferner K. Linsbauer, Zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Cassiope tetragona*. Diese Berichte, Bd. 109 (1900), p. 685 ff.

wendig ist und im Einklange damit auch keine Einrichtungen hierzu angetroffen werden.

Nach den bisherigen gesicherten Erfahrungen kann man sagen, daß jene Gewächse, welche aphotometrische Blätter besitzen, durch hohen, nur innerhalb enger Grenzen schwankenden Lichtgenuß ausgezeichnet sind. Es ist aber nicht erlaubt, diesen Satz umzukehren und anzunehmen, daß alle Gewächse, welche durch hohen, innerhalb enger Grenzen schwankenden Lichtgenuß charakterisiert sind, notwendig auch stets aphotometrische Blätter besitzen müßten. Es gibt Fälle, welche direkt und in der auffälligsten Weise dartun, daß solche Gewächse auch photometrische Blätter ausbilden. Ich habe seinerzeit in Buitenzorg konstatiert, daß jene Holzgewächse, welche in den Tropen als sogenannte Schattenbäume zum Lichtschutz von Kaffee- und anderen Kulturen verwendet werden[1] (*Albizzia moluccana, Pithecolobium Saman* u. a.), den höchsten bis jetzt beobachteten relativen Lichtgenuß aufweisen (etwa $1-{}^1/_3$ bis $1-{}^1/_4$), aber dennoch photometrische Blätter ausbilden. Ich habe in meiner damaligen Abhandlung nicht direkt über den photometrischen, beziehungsweise aphotometrischen Charakter der Blätter dieser Bäume mich ausgesprochen, allein bezüglich *Albizzia moluccana* doch ausdrücklich gesagt, daß die Blättchen ihrer Fiederblätter bei hohem Sonnenstande sich aufrichten.

Wie sie sich im ausschließlich diffusen Lichte verhalten, habe ich damals nicht untersucht. Aber es ist zweifellos, daß *Albizzia moluccana*, trotz ihres enorm hohen Lichtgenusses und der engen Grenzen desselben, Blätter von ausgesprochen photometrischer Ausbildung besitzt. Man begreift die Zweckmäßigkeit dieser Relation. Die Lichtempfindlichkeit dieser Blättchen ist so groß, daß sie bei der hohen Lichtintensität, die sich infolge hohen Sonnenstandes, zumal in den Tropen, einstellt, zugrunde gehen müßten. So aber stellen sich die Blättchen infolge von durch intensives Licht hervorgerufenen Variationsbewegungen in die Richtung des einfallenden Strahles und sind dadurch vor schädigender Lichtwirkung bewahrt.

---

[1] Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Kairo und Buitenzorg. Diese Berichte, Bd. 104 (1895), p. 668 ff.

Die Beziehungen des aphotometrischen Charakters des Laubblattes zu den Beleuchtungsverhältnissen lassen sich auf Grund der bisherigen Erfahrungen kurz folgendermaßen zusammenfassen:

Pflanzen, deren Laub infolge hohen relativen Lichtgenusses eine große Lichtfülle zufällt, besitzen in vielen Fällen aphotometrische Blätter.

Geht der aphotometrische Charakter dieser Blätter mit niederem absoluten Lichtgenuß einher, so benötigen dieselben keine besonderen Schutzmittel gegen Sonnenbeleuchtung. Wenn aber der aphotometrische Charakter des Blattes mit hohem absoluten Lichtgenuß verbunden ist, so muß, da ein solches Blatt in der Lage kein Mittel zur Abwehr starken Sonnenlichtes besitzt, die innere Organisation eine derartige sein, daß nur stark geschwächtes Sonnenlicht in ein solches Organ eindringen kann.

Worin die Fähigkeit des aphotometrischen Blattes besteht, starke direkte Sonnenstrahlung ohne Schädigung zu ertragen, läßt sich mit Bestimmtheit noch nicht sagen, da hierzu die erforderlichen anatomischen und experimentellen Untersuchungen fehlen. Aber mit einiger Wahrscheinlichkeit läßt sich nach mancherlei einschlägigen Wahrnehmungen sagen, daß solche aphotometrische Blätter einen weitreichenden Lichtschutz in jenen Geweben besitzen, welche das chlorophyllhaltige Gewebe bedeckt, so daß zu den Chlorophyllkörnern nur ein sehr geschwächtes Licht gelangen kann. Hand in Hand damit sind aber auch noch andere Schutzeinrichtungen, insbesondere gegen starke Erwärmung und starke Transpiration erforderlich. Daß alle kleinvolumigen Blätter infolge der ihnen zukommenden großen Oberfläche im Vergleich zu ihrem körperlichen Inhalt einen außerordentlichen Wärmeschutz aufweisen, habe ich schon in einer früheren Abhandlung genau erörtert.[1]

Es bleibt zu untersuchen übrig, ob nicht auch bei niederem Lichtgenuß das Blatt mancher Pflanze sich aphotometrisch ausbilden könne. Bei der außerordentlichen Mannigfaltigkeit,

---

[1] Siehe Anmerkung 1 auf p. 120.

welche die Pflanzen nicht nur in bezug auf die Anpassung an die Lichtstärke, sondern in fast allen morphologischen und physiologischen Eigentümlichkeiten darbieten, ist dies von vornherein nicht auszuschließen. Es könnte aber dieser Fall nur bei Pflanzen vorkommen, welche ein außerordentlich geringes Lichtbedürfnis besitzen, die also einen sehr geringen absoluten Lichtgenuß oder wenigstens ein sehr tief liegendes Lichtgenußminimum aufweisen. Es scheint mir, als würde bei manchen auf schattigen Standort angewiesenen Moosen das Blatt aphotometrischen Charakter besitzen. Aber ich habe nach dieser Richtung bisher keine genaueren Untersuchungen angestellt. Es scheint mir auch, daß die als Topfpflanze so oft kultivierte *Aspidistra elatior* trotz ihres anscheinend sehr tief gelegenen Lichtgenußminimums in diese Kategorie zu stellen sei. Die Blattfläche hängt gekrümmt zum Licht über und diese Fläche hat keine ausgesprochene Beziehung zum Lichteinfall. Doch wirkt bei der fixen Lage des Blattes der Blattstiel insofern mit, als derselbe selbst in sehr schwachem Lichte positiv heliotropisch ist, wodurch die Blattlamina gezwungen wird, nach dem Lichte überzuhängen.

Wenn man sich bloß auf die bisher sichergestellten Erfahrungen stützt, so findet man den niedrigsten Lichtgenuß gerade mit höchster Lichtökonomie, also mit der vollendetsten photometrischen Ausbildung vereint. Aber so wie mit höchster Lichtfülle und großer Lichtstärke das Blatt einer Pflanze sich je nach seinen besonderen Eigenschaften aphotometrisch oder panphotometrisch, ja, wie wir später sehen werden, sogar auch euphotometrisch ausbilden kann, so könnte auch bei sehr niedrigem Lichtgenuß die Pflanze auf Grund besonderer Eigentümlichkeit aphotometrische Blätter hervorbringen. Man muß in biologischen Fragen stets mit der Unerschöpflichkeit der Mittel rechnen, welcher sich die Natur zur Erreichung ihrer Zwecke bedient.

III. Das photometrische Blatt.

Was unter einem photometrischen Blatt zu verstehen ist, wurde oben schon gesagt. Während das aphotometrische Blatt seinen Lichtbedarf nur durch seine Form und Struktur regeln

kann, gesellt sich bei dem photometrischen Blatte zu den Vorteilen der Form (im weitesten Sinne, also auch der inneren Form: der Struktur) auch die der Lage: das Blatt, beziehungsweise seine Teile nehmen zum Licht und, wie man hinzufügen muß, durch das Licht eine Lage zu den einfallenden Strahlen ein, welche entweder dazu dient, das Licht möglichst auszunützen oder dasselbe so weit abzuwehren, als es schädigend wirken könnte. Dadurch sind zwei Haupttypen des photometrischen Blattes gegeben, die ich schon früher genau definierte und als euphotometrische und panphotometrische Blätter bezeichnete.[1]

Das euphotometrische Blatt ist dadurch ausgezeichnet, daß es genau senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihm zufallenden Lichtareals zu stehen kommt.[2] Das panphotometrische Blatt ist hingegen dadurch charakterisiert, daß es einen Teil des auf dasselbe fallenden direkten Sonnenlichtes, so weit dasselbe infolge seiner Intensität schädigend wirken könnte, mehr oder weniger vollständig abwehrt, hingegen gleichzeitig viel von dem vorhandenen diffusen Licht aufnimmt.[3]

Das photometrische Blatt erreicht in seinen beiden eben kurz geschilderten Formen nach Beendigung des Wachstums entweder einen stationären Zustand (»fixe Lichtlage«, siehe hierüber Paragraph IV) oder kann über diesen Zustand hinaus sich je nach den Beleuchtungsverhältnissen zum Licht orientieren (»variable Lichtlage«, siehe hierüber Paragraph VII).

IV. Fixe Lichtlage der Blätter.[4]

Die »fixe Lichtlage« der Blätter kommt während des Wachstums zustande. Nach Beendigung des Wachstums kann sie nicht mehr geändert werden.

---

[1] Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke, l. c., p. 2 ff.

[2] Wiesner, Heliotropische Erscheinungen, II (1880), p. 40.

[3] Siehe hierüber Paragraph VI.

[4] Dieser nun allgemein eingeführte Terminus technicus wurde von mir zuerst im zweiten Teile meiner »Heliotropischen Erscheinungen« (1880), p. 40, angewendet.

Jedes Blatt, welches durch Wachstum seine Bewegungen beherrscht, wird selbstverständlich schließlich, nämlich nach Beendigung des Wachstums, eine fixe Lage annehmen. Von einer »fixen Lichtlage« kann aber nur bei solchen Blättern gesprochen werden, welche im Lichte sich entwickeln. Solche Blätter, zumal die im Lichte funktionierenden Blätter, nämlich die Laubblätter, sind aber entweder photometrisch oder aphotometrisch. Nur das photometrische Blatt nimmt eine »fixe Lichtlage« ein. Das aphotometrische Blatt muß selbstverständlich nach Beendigung des Wachstums gleichfalls eine unveränderliche Lage einhalten. Da dieselbe aber weder eine Beziehung zum Lichteinfall aufweist, noch überhaupt durch das Licht hervorgerufen wird, so kann hier von einer »fixen Lichtlage« nicht gesprochen werden, sondern nur, wenn man will, von einer »fixen Blattlage«.

Dennoch kann es vorkommen, daß eine solche »fixe Blattlage« aphotometrischer Blätter eine »fixe Lichtlage« vortäuscht, indem sich eine Beziehung der Richtung zum Lichte gewissermaßen nur — man verzeihe den nicht glücklich gewählten Ausdruck — zufällig einstellt, welche aber vom Licht unabhängig zustande kommt. Ich will dies durch ein Beispiel erläutern. Durch Epinastie und negativen Geotropismus kommen antagonistische Bewegungen zustande, welche nicht selten zu Gleichgewichtszuständen führen, die höchst günstige Beleuchtungsverhältnisse bedingen. Es kann z. B. durch Entgegenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus eine Horizontalstellung der Blätter herbeigeführt werden, wodurch dieselben z. B. im Walde, wo das Zenitlicht das stärkste diffuse Licht ist, der günstigsten Beleuchtung des Standortes angepaßt erscheinen. Solche Blätter scheinen also photometrisch zu sein, sind es aber nicht und es wird stets besonderer Prüfungen bedürfen, um zu entscheiden, ob ein Blatt faktisch photometrisch ist, d. h. ob es faktisch das Licht ist, welches für die Lage des Blattes den Ausschlag gibt. Ich habe schon früher auf Blätter aufmerksam gemacht, welche, ohne photometrisch zu sein, doch eine günstige Lage zum Licht einnehmen. Ich habe diese Blätter als pseudophotometrisch bezeichnet.[1]

[1] Lichtgenuß, p. 127.

Ich komme weiter unten noch näher auf diesen Gegenstand zurück.

V. Das euphotometrische Blatt bei fixer Lichtlage.

Was zunächst das bei fixer Lichtlage sich ausbildende euphotometrische Blatt anlangt, so kann dasselbe einen physiologischen Charakter annehmen, der durch die denkbar vollständigste Lichtökonomie ausgezeichnet ist. Es ist dies bei den schattenständigen Blättern vieler Bäume und zahlloser kraut- oder staudenartiger Pflanzen der Fall. Das Blatt ist dann straff, eben ausgebreitet und umschließt ein grünes Mesophyll, welches, man könnte beinahe sagen, in einer ebenen Fläche (richtiger gesagt, in einer ebenen Schichte) ausgebreitet ist. Das Blatt und damit die Chlorophyllschichte stellt sich genau senkrecht auf das stärkste ihm dargebotene diffuse Licht, so daß hier wirklich von einer vollendet ausgebildeten Lichtökonomie die Rede sein kann. Ein so ausgebildetes euphotometrisches Blatt stellt sich in den schroffsten Gegensatz zum aphotometrischen.

Über die Verbreitung des euphotometrischen Blattes habe ich erst im letzten Sommer eingehende Studien angestellt, weil das von mir angegebene ältere Verfahren zur Entscheidung der Frage, ob ein Blatt euphotometrisch ist oder nicht, so umständlich war, daß ich mich bei Anwendung desselben sehr einschränken mußte. Mein neues Verfahren, die genannte Frage mit Zuhilfenahme des von mir beschriebenen Skioklisimeters[1] zu lösen, ist so expeditiv, daß man es leicht bei zahlreichen Pflanzen in Anwendung bringen kann. Ich habe dieses Instrument im Sommer und Herbst des abgelaufenen Jahres (1910) zuerst in Wien, dann in Baden (Niederösterreich) und zuletzt (September und Oktober) in Abbazia reichlich zur Bestimmung des photometrischen Charakters der Blätter benutzt und bin zu dem Resultate gelangt, daß dem mit fixer Lichtlage verbundenen euphotometrischen Blatt eine außerordentlich große Verbreitung im Pflanzenreiche zukommt und wenigstens in mittleren Breiten und geringen

[1] Siehe Note 3 auf p. 120.

und mittleren Seehöhen die verbreitetste Form des photometrischen Blattes zu sein scheint. Vielleicht herrscht in wärmeren Xerophytengebieten das panphotometrische oder sogar aphotometrische Blatt vor. Sicheres läßt sich darüber nicht sagen, da nach dieser Richtung genügend ausgedehnte Beobachtungen nicht vorliegen. Was bisher in wärmeren Xerophytengebieten über den photometrischen Charakter der Blätter beobachtet wurde, scheint obige Vermutung zu bestätigen. Allein zur Generalisierung ist wie immer, so auch hier um so größere Vorsicht geboten, als nach Beobachtungen, die ich in Niederösterreich und in Istrien anstellte, selbst bei freier Exposition der betreffenden Gewächse, also im Vollgenusse des dargebotenen Sonnenlichtes, das Blatt derselben sich euphotometrisch ausbilden kann, ja bei manchen Pflanzen sich typisch in dieser Art ausbildet. Auf diesen merkwürdigen Gegenstand komme ich später noch näher zurück.

Daß im hocharktischen Vegetationsgebiet das euphotometrische Blatt fast fehlt und nur unter dort selten eintretenden Beleuchtungsverhältnissen zur Ausbildung gelangen kann, ist schon früher erörtert worden.

Was die euphotometrische Ausbildung des Laubes der im heißfeuchten Tropengebiete vorkommenden Pflanzen anlangt, so habe ich eine solche dort vielfach beobachtet.[1]

VI. Das panphotometrische Blatt bei fixer Lichtlage.

Das euphotometrische Blatt wurde gleich anfangs, als ich diesen Typus aufstellte, genau charakterisiert als ein photometrisches Blatt, dessen Lage durch das diffuse Licht bestimmt wird, da es sich auf das stärkste diffuse Licht des Standortes senkrecht stellt, wie im vorigen Paragraphen auseinandergesetzt wurde. Es schien sicher, daß das Schattenblatt, sofern es überhaupt photometrisch ist, als euphotometrisch anzusehen ist, und es lag sehr nahe, das euphotometrische Blatt mit dem

---

[1] Wiesner, Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg. I. Beobachtungen über die Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse. Diese Berichte, Bd. 103 (1894).

Schattenblatt zu identifizieren, wobei natürlich vorausgesetzt wurde, daß ein solches Blatt schwaches Sonnenlicht und vorübergehend selbst starkes Sonnenlicht unbeschadet verträgt.

Wie ich im vorigen Paragraphen angab, gibt es aber auch Pflanzen, welche selbst im vollen Sonnenschein euphotometrische Blätter auszubilden befähigt sind, welche also trotz Sonnenstrahlung doch durch das diffuse Licht in ihre charakteristische Lichtlage kommen.

Es darf also das euphotometrische Blatt nicht ohne weiteres mit dem Schattenblatt identifiziert werden. Da der ausgesprochene, später genau zu schildernde panphotometrische Charakter nur im Sonnenlicht erfolgt, war ich früher geneigt, das panphotometrische Blatt mit dem Sonnenblatt zu identifizieren. Diese Identifizierung ist aber doch nicht vollständig zutreffend, sofern erst bei längerer und stärkerer Sonnenwirkung sich jene Charaktere einstellen, welche für das panphotometrische Blatt bestimmend sind.

Dieser Charakter besteht aber darin, daß Blätter dieser Art oder deren Teile dem starken Sonnenlicht durch die Lage ausweichen, dabei aber doch so gelagert sind, daß sie noch relativ viel diffuses Licht aufzunehmen vermögen.

Es ist somit nunmehr das panphotometrische Blatt ebenso genau charakterisiert wie das euphotometrische, und man wird, indem man diese Charaktere beachtet, niemals im Zweifel sein, ob man es mit einem euphotometrischen oder mit einem panphotometrischen Blatte zu tun habe. Hingegen wäre es nunmehr als verfehlt anzusehen, wenn man jedes Schattenblatt für ein euphotometrisches, jedes Sonnenblatt für ein panphotometrisches Blatt erklären würde.

Da der Charakter des panphotometrischen Blattes in der Abwehr zu starken Sonnenlichtes bei möglichster Ausnützung des diffusen Tageslichtes besteht, so leuchtet ein, daß man dasselbe in vollendetster Ausbildung und am häufigsten in den Tropen finden wird und daß vom Äquator aufwärts und abwärts bis zu den arktischen, beziehungsweise antarktischen Vegetationsgrenzen hin die Häufigkeit des

Vorkommens und die Schärfe der Ausbildung dieses biologischen Blattypus abnehmen müsse. Gelegentlich habe ich schon früher einige einschlägige Beobachtungen mitgeteilt, ohne aber wie hier die Tatsachen zusammenzufassen.[1]

Das panphotometrische Blatt ist, wie wir gesehen haben, physiologisch gut charakterisiert. In bezug auf seine morphologische Ausbildung zeigt es aber nicht jene Einheitlichkeit wie das euphotometrische, welches, wie schon bemerkt, stets durch ebene Ausbreitung ausgezeichnet ist. Das in fixer Lichtlage befindliche panphotometrische Blatt ist durch seine äußere Form und seine Lage oder durch die Lage seiner Teile in höchst mannigfaltiger Weise ausgebildet. Ich werde weiter unten auseinandersetzen, daß diese morphologische Ausgestaltung mit der physiologischen Funktion aufs innigste zusammenhängt.

Soweit ich nunmehr die Typen des panphotometrischen Blattes zu überblicken vermag, gelange ich zu folgender Übersicht:

1. Richtung des panphotometrischen Blattes. Bei vielen Pflanzen, besonders bei Holzgewächsen, spricht sich der panphotometrische Charakter des Blattes darin aus, daß es aufgerichtet erscheint. Es ist dies besonders auffällig bei jenen Holzgewächsen, welche im Sonnenlichte panphotometrische, im Schatten euphotometrische Blätter ausbilden, z. B. bei *Prunus Laurocerasus*, *Mespilus japonica*, *Calycanthus floridus*, zu sehen. Mit Zuhilfenahme des Skioklisimeters findet man die Schattenblätter stets genau euphotometrisch, d. h. sie stellen sich genau senkrecht auf das stärkste ihnen zukommende diffuse Licht. Aber die Sonnenblätter zeigen ein anderes Verhalten. Das Skioklisimeter zeigt bei ihnen rasch an, daß sie nicht euphotometrisch sind, und es ist ganz augenfällig, daß sie stark aufgerichtet sind. Durch dieses Lageverhältnis sind sie gegen die schädigende Wirkung des stärksten direkten Sonnenlichtes geschützt. Die Lage dieser aufstrebenden Blätter ist, soviel ich gesehen habe, in der gemäßigten Zone niemals die

[1] Lichtgenuß der Vegetation von Wien, Kairo und Buitenzorg. Lichtgenuß im arktischen Gebiete. Über die Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse.

genau vertikale. Diese Lage wäre für sie auch gar nicht von Vorteil, da die Sonne in diesen Vegetationsgebieten niemals den Zenit erreicht. Es zeigt sich vielmehr eine gewisse Annäherung an jene Richtung, welche den höchsten Sonnenständen der betreffenden Gebiete, und zwar zu jenen Zeiten entspricht, in welchen die Blätter ihr Wachstum abgeschlossen haben. Erfolgt der Wachstumsabschluß zur Zeit der größten Sonnenhöhe, so kann es vorkommen, daß die Lage der Blätter der größten Sonnenhöhe entspricht. Es ist dies aber nach meinen Beobachtungen doch nur ein seltener Fall. Kommt aber das Wachstum früher zum Abschluß, was sehr häufig der Fall ist, so wird zur Zeit der größten Sonnenhöhe das Blatt nicht jene Neigung haben, welche dem höchsten Sonnenstand entspricht, sondern eine geringere, wodurch eine Verminderung der Schutzwirkung gegeben ist. Es kann übrigens bei fixer Lichtlage nicht mehr erreicht werden als eine Annäherung an das günstigste Verhältnis, da mit Abschluß des Wachstums die Lage der Blätter jener Pflanzen, welche wir hier im Auge haben, unveränderlich bleibt, während die Sonnenhöhe sowohl im Tage als in der Vegetationsperiode sich ändert. Es werden also mittlere Lageverhältnisse erzeugt, welche eben mittleren Zuständen schädigender Sonnenbestrahlung entsprechen.

Die Sonnenblätter der tropischen Gewächse werden begreiflicherweise ihren panphotometrischen Charakter im allgemeinen schärfer ausbilden als die Gewächse mittlerer Breite, weil infolge stärkerer Sonnenbeleuchtung die Nötigung zu größerem Schutze vorhanden ist. Während bei uns (Wien) die Mittagssonnenhöhe vom März bis Juni bloß von etwa 35 bis 65° steigt, weicht sie am und in der Nähe des Äquators das ganze Jahr hindurch nur wenig von 90° ab. Und selbst in Buitenzorg (zirka 6° südl. Br.), wo ich durch mehrere Wintermonate meine Beobachtungen anstellte, schwankt zu dieser Zeit die Mittagssonnenhöhe bloß etwa zwischen 73 und 87°.

Wenn nun auch, wie aus meinen lichtklimatischen Untersuchungen hervorgeht, die Intensität der Sonnenstrahlung nicht einfach mit der Sonnenhöhe steigt, sondern sich Abänderungen der Lichtstärke einstellen, welche auf Zustände der Atmosphäre

zurückzuführen sind,[1] so ist es doch sehr einleuchtend, daß, klarer Himmel, also unbedeckte Sonne vorausgesetzt, eine zwischen 80 und 90° gelegene Sonnenhöhe eine bedeutend größere Stärke des direkten Sonnenlichtes herbeiführen wird, als jene ist, welche durch unsere höchsten, im Hochsommer herrschenden Sonnenhöhen vermittelt wird. Diese Sonnenhöhen schwanken nämlich (Wien) bloß etwa zwischen 55 und 65°.

Es ist also eigentlich selbstverständlich, daß die Schutzeinrichtungen der Laubblätter gegen zu starke Insolation in den Tropen viel schärfer ausgeprägt sein müssen als bei uns. Gerade jene Form des panphotometrischen Blattes, welche wir hier im Auge haben, tritt in den Tropen sehr auffällig hervor. So sagt G. Haberlandt:[2] »Das tropische Laubblatt hat weit mehr (als das der gemäßigten Vegetationsgebiete) mit der direkten Insolation zu rechnen und sich vor den nachteiligen Folgen derselben zu schützen. Es nimmt gewöhnlich eine solche Stellung an, daß die Strahlen der höher stehenden Sonne unter spitzem Winkel die Blätter treffen.«

Meine bald hierauf (1893 bis 1894) in Buitenzorg unternommenen Untersuchungen über die Lichtlage der Blätter[3] haben gelehrt, daß nicht nur panphotometrische, sondern auch euphotometrische Blätter an tropischen Gewächsen auftreten, ja letztere zumeist im Vergleiche zum panphotometrischen Blatte weit überwiegen und daß das panphotometrische Blatt nicht nur in der hier ins Auge gefaßten Form, sondern auch in anderen Formen auftritt. Es ist also die Tendenz des Tropenblattes, möglichst in die Richtung der einfallenden Strahlen zu gelangen, nicht der »gewöhnliche Fall«, wie Haberlandt meint, aber sein Ausspruch lehrt, wie auffallend gerade dort diese Form des panphotometrischen Blattes hervortritt.

---

[1] Wiesner, Untersuchungen über das photochemische Klima. Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wiss., Bd. 44 (1896), Bd. 67 (1898), Bd. 80 (1906).

[2] G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise. Leipzig, Engelmann, 1893, p. 110 und 111.

[3] Wiesner, Pflanzenpsysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg. I. Beobachtungen über die Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse. Diese Berichte, Bd. 103 (1894).

Ich habe bei meinen diesbezüglichen Beobachtungen gefunden, daß in den Tropen zahlreiche Holzgewächse auftreten, welche in der Peripherie der Krone panphotometrische Blätter von dem in Rede stehenden Typus ausbilden, welche ihre Blätter wie bei vielen Pflanzen unserer Vegetationsgebiete nach aufwärts gerichtet haben. Aber in den Tropen fand ich auch panphotometrische Blätter, welche durch scharfe Abwärtsbewegung sich gegen starke Sonnenwirkung schützen. Das beste Beispiel in dieser Richtung bildet *Pavetta pulcherrima* T. et B., eine tropische Rubiacee, deren in jugendlichem Zustande vertikal stehende Blätter im äußersten Falle eine 180° betragende Bewegung ausführen müssen, um in die fixe Lichtlage zu gelangen.[1] Aber das ist ein extremer Fall, in anderen Fällen (*Laurium* sp., *Otophora pubescens* Bl.) reicht die Abwärtsbewegung nicht so weit. Ähnliches kommt auch bei manchen unserer Gewächse vor.

Es gibt in den Tropen nur wenige Gewächse, welche ausschließlich diese Form des panphotometrischen Blattes ausbilden. Es sind dies begreiflicherweise nur Gewächse mit schütterer Belaubung. Regel ist doch, daß die dichter belaubten Tropenbäume nur in der Peripherie panphotometrische, in der Tiefe der Krone euphotometrische Blätter zur Ausbildung bringen.

Im vollen Gegensatze zu diesen Verhältnissen des photometrischen Charakters der Blätter tropischer Gewächse stehen jene, welche sich an den arktischen Gewächsen zu erkennen geben und begreiflicherweise an den arktischen Vegetationsgrenzen am schärfsten in Erscheinung treten, wie oben (p. 121 ff.) bereits auseinandergesetzt wurde.

Ich füge hier einige Bemerkungen ein über das Auftreten panphotometrischer Blätter bei den Coniferen. Die Föhren (*Pinus* sp.) besitzen, wie wir gesehen haben, aphotometrische Blätter. Ihnen stellen sich die *Abies*-, *Picea*- und *Taxus*-Arten und manche andere, auf die ich hier nicht eingehe, gegenüber mit Blättern, die entweder euphotometrisch oder zum Teil panphotometrisch, zum Teil euphotometrisch ausgebildet sind.

---

[1] L. c., p. 18.

Bei *Abies pectinata* bildet die euphotometrische Ausbildung der Blätter an den Seitenzweigen die Regel. Es besagt dies ja schon der Speciesname: die Blätter stehen untereinander parallel wie die Zähne eines Kammes an der tragenden Achse, und zwar stehen sie in der Regel[1] an jedem Ästchen senkrecht zum stärksten diffusen Lichte. Anders ist es bei den Gattungen *Picea* und *Taxus*. Hier kommt es, wie bekannt, vor, daß die Blätter ebenso wie bei *Abies* gestellt sind; aber noch häufiger findet man die Tendenz zur Aufrichtung der Nadeln. Mit Zuhilfenahme des Skioklisimeters kann man sich nun leicht und rasch davon überzeugen, daß, wenn die Nadeln eines Sprosses in einer Ebene liegen (an stark schattenständigen Sprossen), diese Nadeln den euphotometrischen Charakter besitzen, daß hingegen die Aufrichtung der Nadeln nur dort erfolgt, wo dieselben dem Sonnenlichte stark ausgesetzt sind. Die Aufrichtung dieser Blätter dient offensichtlich dem Zwecke, die Wirkung des auffallenden direkten Sonnenlichtes abzuwehren. Mit einem Worte: diese Blätter sind panphotometrisch und gehören jenem Typus der photometrischen Ausbildung des Blattes zu, welche wir hier im Auge haben. Ich komme auf die photometrische Ausbildung der Nadeln von *Picea* und *Taxus* in dem später folgenden Abschnitt noch zurück, welcher sich mit den Lichtverhältnissen beschäftigt, unter welchen ein und dasselbe Gewächs seine Blätter entweder euphotometrisch oder panphotometrisch ausbildet.

2. Panphotometrische Hohlformen der Blätter. Diese nicht selten auftretende Form des panphotometrischen Blattes ist dadurch charakterisiert, daß das Blatt sich nicht, wie dies bei dem euphotometrischen Blatte die Regel bildet, in eine Ebene ausbreitet, sondern entweder durch Erhebung der Blatthälften oder des Blattrandes hohl erscheint. Der Ausdruck »hohl« ist vielleicht nicht passend gewählt, es wollte sich aber keine andere kurze zusammenfassende Bezeichnung finden lassen. Ich habe beide Formen schon früher beschrieben.[2] Im ersteren Falle, z. B. bei *Syringa vulgaris* sehr typisch aus-

---

[1] An sehr stark besonnten Tannensprossen ist wohl auch eine Aufrichtung der Nadeln zu bemerken.

[2] Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. Biolog. Zentralblatt, Bd. 23 (1903).

gebildet, heben sich die beiden Blatthälften derart, daß sie einen Winkel bilden, wobei die Hälften eben bleiben. Im letzteren Falle wölbt sich der Rand in mehr oder weniger großer Breite empor, wobei der innere Blatteil eben bleibt. Das Blatt von *Viburnum Lantana* bildet ein gutes einschlägiges Beispiel. Die Emporwölbung kann im äußersten Falle die ganze Spreite beherrschen, wobei also kein Teil derselben eben bleibt. Das ganze Blatt ist dann nach oben konkav. Dabei bildet die Spreite gewissermaßen entweder eine kontinuierliche Hohlfläche oder aber jede Blatthälfte bildet für sich eine Hohlfläche und die beiden Hohlflächen schneiden sich im Medianus unter einem gewissen Winkel. Als Beispiel dieses Typus führe ich die Blätter von *Cercis siliquastrum* an. Der Grad der Hohlkrümmung der Blätter ist bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden, kann indes selbst bei einer Species stark variieren. Beispielsweise ist bei *Cercis siliquosa* die Krümmung stark, bei *Viburnum Lantana* schwach, bei *Evonymus japonicus* und *Buxus sempervirens* gewöhnlich gering, doch gibt es Spielarten beider Species mit starker Hohlkrümmung der panphotometrischen Blätter.

Die Fiederblätter von *Rosa*-Arten erheben sich mehr oder weniger stark, so daß das Blatt der Rose, obgleich es gefiedert ist, im wesentlichen doch den Charakter jenes Typus zeigt, den wir bei *Syringa vulgaris* kennen gelernt haben. Der Winkel, unter welchem sich die aufstrebenden Fiederblättchen schneiden, ist bei den verschiedenen Arten und Spielarten der Rose sehr verschieden. An einer großblätterigen Klimmrose habe ich in Abbazia die merkwürdige Beobachtung gemacht, daß die Blättchen sich so weit aufrichten, daß sie untereinander parallel gerichtet erscheinen. Diese Blättchen haben sich in die Richtung der direkten Sonnenstrahlung gestellt, in eine Richtung, welche einer bestimmten Sonnenhöhe entspricht. Aber diese Sonnenhöhe stimmte mit der maximalen Mittagssonnenhöhe des Beobachtungsortes nicht überein. Es entspricht der hier beschriebene Fall der vollständigsten Abwehr der direkten Sonnenstrahlen, der mir bei fixer Lichtlage untergekommen ist. Bei Pflanzen, deren Blätter eine variable Lichtlage annehmen, kommen, wie wir später sehen werden, solche

Fälle einer fast vollständigen Abwehr des direkten Sonnenlichtes häufig vor.

Eine Kombination des hier beschriebenen Typus mit dem früher (sub 1) charakterisierten kommt auch vor und ich kann diesbezüglich kein besseres Beispiel anführen als die Blätter von *Evonymus japonicus*. An der gewöhnlichen und ebenso an der so häufig kultivierten panaschierten Form sieht man, daß das panphotometrische Blatt sich stark aufrichtet, dabei aber auch häufig die Hohlform annimmt: das sich im Sonnenlichte aufrichtende Blatt ist oberseits (in kontinuierlicher Fläche) konkav.

Einen besonders interessanten, sich hier gut anschließenden Fall der Ausbildung des panphotometrischen Blattes fand ich bei der in Gärten in Freiland und in Töpfen häufig kultivierten *Cineraria* (*Senecio*) *maritima*. Meine Beobachtungen beziehen sich auf zahlreiche Individuen dieser Pflanze, die ich in Abbazia genau studierte. Die Pflanze wird dort in Gärten und Anlagen häufig kultiviert und kommt dort auch nicht selten in verwildertem Zustande vor. Selbst auf sehr sonnigem Standort ist das Laub dieser Pflanze nicht ausschließlich panphotometrisch, sondern, wenn auch nur zum geringen Teil, euphotometrisch. Es unterscheidet sich nun bei dieser Pflanze das panphotometrische Blatt von dem euphotometrischen nicht nur durch seine Form, sondern auch, und zwar höchst auffällig, durch Farbe und Bedeckung. Dieses panphotometrische Blatt ist nach dem Typus *Syringa vulgaris* ausgebildet, dazu ist es dicht filzig und fast schneeweiß, das euphotometrische ist selbstverständlich eben ausgebreitet und infolge seiner Kahlheit grün. Der Haarfilz schützt offenbar das Blatt vor der Wirkung zu starker Bestrahlung durch direktes Sonnenlicht, indem die auffallenden Sonnenstrahlen im Gewirre der Haarfilze reichlich zerstreut werden, und zudem trägt auch die Lage des Blattes, dessen Lappen häufig beinahe aufgerichtet sind und sich manchmal fast berühren, gleichfalls zur Abschwächung des Sonnenlichtes bei. Das euphotometrische Blatt dieser Pflanze liegt im Schatten der panphotometrischen Blätter, hat das Sonnenlicht nicht zu fürchten und entbehrt deshalb des lichtdämpfend wirkenden Haarkleides.

Es finden sich also nicht nur unter den Holzgewächsen, sondern auch unter den Stauden panphotometrische Hohlblätter vor, desgleichen unter den krautigen Gewächsen. Ich komme darauf später noch zurück und führe hier als eigenartiges Beispiel *Aristolochia Clematitis* an, bei welcher Pflanze ich alle Blätter nur in dieser Weise ausgebildet gesehen habe; euphotometrische Blätter bildet, so viel ich gesehen habe, diese Pflanze gar nicht aus.

Das panphotometrische Hohlblatt ist in der Regel nach oben konkav. Seltener kommt es vor, daß dasselbe nach oben konvex ist, wofür ich *Lycium barbarum* als Beispiel anführen will. Ich sehe eine Analogie in dieser verschiedenen Ausbildung des panphotometrischen Blattes zu dem sich eben ausbreitenden, aber entweder aufwärts oder abwärts gerichteten panphotometrischen Blatte. Die Aufrichtung ist der gewöhnliche, die Abwärtskrümmung der seltenere Fall, wie bei dem panphotometrischen Hohlblatte die (konkave) Aufwärtskrümmung der gewöhnliche, die (konvexe) Abwärtskrümmung der seltenere Fall ist.

3. Blätter der Kompaßpflanze. Ich rechne diese Blätter zu den panphotometrischen, was ich zuerst (1899) in meiner Abhandlung über die Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke ausgesprochen und motiviert habe. Das Kompaßblatt ist wie das euphotometrische Blatt immer ausgebildet ist und, wie das panphotometrische Blatt ausgebildet sein kann (erster Typus), eben ausgebreitet. Aber es unterscheidet sich von dem euphotometrischen und von den schon vorgeführten Typen des panphotometrischen Blattes dadurch, daß es durch Torsion des Blattgrundes zur Stammachse radial gerichtet wird und eine meridionale Richtung (S—N) annimmt. Wie Stahl[1] zuerst zeigte, erfolgt diese eigentümliche Lage durch das Licht. Es liegt also im Kompaßblatt ein spezieller Fall der Photometrie des Blattes oder, wenn man will, ein spezieller Fall von fixer Lichtlage des Blattes vor.

Stahl hat schon sehr richtig erkannt, daß nicht alle Blätter der Kompaßpflanze Kompaßblätter bilden, sondern daß je nach

[1] E. Stahl, Über die sogenannten Kompaßpflanzen. Zeitschrift für Naturwissenschaften, Jena, 1881.

den Beleuchtungsverhältnissen auch die gewöhnliche fixe Lichtlage des Laubblattes sich einstellen kann oder eine Aufrichtung der Blätter sich zu erkennen gibt.

In der von mir vorgeschlagenen Terminologie ausgedrückt, kann man sagen, daß Stahl bereits den bei schwacher Beleuchtung sich einstellenden euphotometrischen, ferner den oben beschriebenen ersten Typus des panphotometrischen Charakters der Blätter der Kompaßpflanze beobachtet hat und im Kompaßblatt eine neue Form der Blattphotometrie entdeckte, welche aber, wie ich schon früher angab und im nachfolgenden noch näher erörtern werde, einen speziellen Fall des panphotometrischen Blattes darstellt.

Ich habe in den letzten Jahren zahlreiche Beobachtungen über die Lichtlage der bekanntesten europäischen Kompaßpflanze, der *Lactuca Scariola*, angestellt, und zwar zum Teil im Freien, namentlich um Wien und Baden (Niederösterreich), zum Teil im pflanzenphysiologischen Institute, woselbst ich experimentelle Untersuchungen mit dieser Pflanze vornahm. Es ergab sich dabei, daß diese Pflanze, wie alle Kompaßpflanzen, in die große Zahl jener Gewächse gehört, welche im starken Sonnenlichte panphotometrische, im diffusen Tageslicht euphotometrische Blätter ausbilden, daß aber die Art und Weise der panphotometrischen Gestaltung einen spezifischen Charakter an sich trägt. Im schwachen Waldschatten sind die Blätter, wie ich oft beobachtet habe, euphotometrisch: die Blätter wenden ihre morphologischen Oberseiten nach oben und stellen sich, wenn das stärkste diffuse Licht vom Zenit einfällt, geradezu horizontal, wenn das stärkste Licht von vorn einfällt, zu diesem senkrecht.

Im Sonnenlichte richten sich die Blätter auf, wobei sie entweder ungedreht bleiben oder bei stärkerer Sonnenbeleuchtung gedreht werden und bei besonders starker Wirkung des Sonnenlichtes sich radial zur Stammachse stellen, ohne aber gerade immer die Meridianstellung einzunehmen. Ist die Pflanze frei exponiert, dann nehmen die Blätter, wenn nicht gerade eine längere Trübung des Himmels störend einwirkt, die Meridianstellung an, d. h. sie stehen in einer Vertikalebene, welche meridional (S—N) orientiert ist. In einem solchen Falle besitzt

Lactuca Scariola faktisch Kompaßblätter. In welchen anderen Fällen sie noch als Kompaßpflanze sich darstellen kann, ist am sichersten durch das Experiment zu erfahren. Kultiviert man die Pflanze an einem Südfenster, so orientieren sich die Blätter ebenfalls meridional. Läßt man die Sonne nur von Osten bis Südosten einwirken, so zeigen sie die Tendenz, sich in die Richtung SO—NW zu stellen, oder es erheben sich die Blätter, ohne sich zu drehen. Wirkt das Sonnenlicht von SW—W, so erfolgt gewöhnlich keine Drehung, sondern bloß eine schwache Aufrichtung. Lasse ich die Pflanze im Sonnenschein um die vertikale Achse rotieren, so richten sich die Blätter auf, ohne deutliche Torsion zu zeigen, selbst bei höheren Sonnenständen. In all den Fällen, in welchen die Blätter sich aufrichten, sind sie panphotometrisch, aber im Sinne des sub 1 vorgeführten Typus. Kultiviert man die Pflanze in ausschließlich diffusem Lichte, so stellen sich die Blätter senkrecht auf die Richtung des stärksten diffusen Lichtes, sie werden euphotometrisch. Im diffusen Oberlichte (wie im Walde) stellen sich die Blätter horizontal.

Wie man sieht, ist die Meridianstellung ein ganz spezieller Fall von panphotometrischer Ausbildung des Blattes bei fixer Lichtlage, und zwar der vollendetste Fall panphotometrischer Ausbildung, welcher bei fixer Lichtlage möglich ist: das Blatt steht in einer süd-nördlich orientierten Vertikalebene, so daß die Strahlen höchststehender Sonne an ihr vorübergehen, also auf das Blatt keine Wirkung ausüben können. Die Ober- und Unterseite sind nach Ost und West gewendet, wobei das Blatt von zwei Seiten her durch diffuses Licht reichlich bestrahlt wird. Natürlich kommt einem solchen Blatt auch von Osten und Westen direktes Sonnenlicht zu, das aber nicht so stark ist, als daß sich das Blatt dagegen zu wehren brauchte.

Aus meinen zahlreichen, im Freien an *Lactuca Scariola* angestellten Beobachtungen möchte ich noch hervorheben, daß die Blätter dieser Pflanze, wenn sie einer starken südöstlichen Beleuchtung ausgesetzt sind, sich aus der in der Anlage

begründeten Tangentialrichtung durch Torsion mehr oder minder stark in die Radialrichtung zu stellen bestrebt sind, wobei sie, entsprechend der wirksamen Sonnenbeleuchtung, die Lage SO—NW einnehmen. Bei südwestlicher Sonnenbeleuchtung habe ich eine analoge Tendenz wohl auch, aber weniger deutlich ausgeprägt, wahrgenommen.

So haben wir es in *Lactuca Scariola* mit einer Pflanze zu tun, deren Blätter drei verschiedenen Typen panphotometrischer Ausbildung angehören. Im schwachen (vorherrschend diffusen) Lichte sind die Blätter ausgesprochen euphotometrisch, in Sonnenbeleuchtung entweder einfach durch Aufrichtung (ohne Drehung) panphotometrisch oder endlich bei stärkster Sonnenbeleuchtung panphotometrisch durch Drehung, wobei im günstigsten Falle das Blatt vertikal in der Richtung des stärksten Lichteinfalles steht.

Im letzten Falle ist dieses Gewächs eine Kompaßpflanze im Sinne Stahl's. Es ist ganz verständlich, daß Stahl diese Ausbildung auf sonnigen Standorten an Pflanzen findet, welche infolge dürren Bodens »mager« sind. Die Blätter beschatten sich in diesem Falle so gut wie gar nicht. Ist die Pflanze hingegen üppiger, so entzieht ein Blatt dem anderen Licht und es kann das Blatt ohne Torsion aufgerichtet sein, ja die unteren Blätter können infolge Beschattung durch die oberen sogar euphotometrisch werden.

Über die Orientierung des Kompaßblattes zur Sonne (speziell zum Azimut der Sonne) folgt unten noch Näheres.

Es sind bis jetzt nur wenige Pflanzen als Kompaßpflanzen erkannt worden. Wie wir gesehen haben, ist das Blatt der Kompaßpflanze aber nur ein sehr fortgeschrittener Fall jener Form des panphotometrischen Blattes, in welchem dasselbe sich durch die Lage gegen die Wirkung stärksten Sonnenlichtes zu schützen trachtet. Es läßt sich annehmen, daß unter den Pflanzen, welche diese Form von panphotometrischen Blättern ausbilden, manche vorkommen, deren Laub die Tendenz hat, sich so wie das der Kompaßpflanzen zu verhalten. Ich kann diese Vermutung bis jetzt noch nicht genauer durch tatsäch-

liche Beobachtungen stützen, doch finde ich unter meinen Aufzeichnungen, daß die Blätter von *Eucalyptus*-Arten und die Phyllokladien von *Acacia*-Arten und selbst bei bestimmten Beleuchtungsverhältnissen die Phyllokladien von *Ruscus* sich so wie die Blätter von Kompaßpflanzen zum Lichte zu orientieren scheinen.

Auch unter den Pflanzen mit grundständigen Blättern, bei denen man es wohl am meisten erwarten möchte, scheinen manche vorzukommen, deren Blätter eine fixe Lichtlage aufweisen, welche sich jener der Blätter der Kompaßpflanzen nähert. Im Sommer 1909 habe ich im Salzburgischen in Tälern, welche eine nordsüdliche Erstreckung haben, wo also eine geringe östliche und westliche, wohl aber eine starke südliche Sonnenbeleuchtung herrschte, an zahlreichen Individuen von *Taraxacum officinale* die Beobachtung gemacht, daß die Blätter der Rosetten sich stark aufrichteten und meridional gestellt waren.

Jüngsthin veröffentlichte L. Lämmermayr[1] Beobachtungen über die Lichtlage der Blätter von *Botrychium Lunaria* und *Genista sagittalis*, welche sich ähnlich wie die Blätter der Kompaßpflanzen verhalten. Insbesondere hat er genauere Beobachtungen über die Blattlage der ersteren angestellt. Er fand, daß von 100 Individuen etwa 42 ihrer Blätter nach N—S orientiert hatten, sich also so wie die Kompaßpflanzen verhielten. Hingegen hatten 40 die Orientierung NO—SW und bloß 18 die Orientierung O—W.

Überblickt man alle eben vorgeführten Formen des panphotometrischen Blattes und vergleicht man dieselben mit dem euphotometrischen Blatte, so ergibt sich bezüglich der Lage dieser Blätter zum einfallenden Lichte ein großer Unterschied. Während das euphotometrische Blatt sich stets senkrecht auf das stärkste ihm zufließende diffuse Licht stellt und gar keine Beziehung zum direkten Sonnenlichte erkennen läßt, zeigt das panphotometrische in allen beobachteten Fällen die Tendenz, sich in die Richtung des Sonnenlichtes zu stellen und dabei so viel diffuses Licht zu gewinnen, als mit

[1] Österr. botan. Zeitschrift, 1910, p. 185 ff.

seiner Lage zum Sonnenlichte verträglich ist. Die Fähigkeit des Blattes oder eines Blatteiles, sich in die Richtung des Sonnenlichtes zu stellen, kann bei fixer Lichtlage des Blattes — und in diesem Paragraphen handelt es sich ja bloß um solche Blätter — nur so zu verstehen sein, daß das Blatt sich in die Richtung der Sonnenstrahlen eines bestimmten Sonnenstandes stellt.

Am vollkommensten ist diese Tendenz bei dem Kompaßblatte ausgeprägt, wo die Richtung dem jeweiligen höchsten Sonnenstande (Süd) folgt. Aber wir haben früher gesehen, daß die Blättchen jener oben genannten Klimmrose, welche sich bis zur gegenseitigen Berührung ihrer Oberflächen in die Richtung der Sonnenstrahlen stellen, sich einem hohen Sonnenstande angepaßt haben, aber, wenigstens in der Regel, nicht dem höchsten, da sie nicht die Orientierung N—S einhielten. Abgesehen von dem Kompaßblatte wird wohl bei panphotometrischen Blättern die Eigenschaft vorkommen, sich einem hohen Sonnenstande, wenn auch nicht dem höchsten, anzupassen. Ob sich nun das Blatt, wie das Kompaßblatt, genau nach N—S orientiert oder eine andere Stellung zum Einfall des direkten Sonnenlichtes zeigt, in allen Fällen ist die Lichtlage des panphotometrischen Blattes — natürlich immer fixe Lichtlage vorausgesetzt — ein während des Wachstums eingetretener stationärer Zustand, der nach Beendigung des Wachstums nicht mehr geändert werden kann. Wie schon oben bemerkt, entspricht diesem stationären Zustand entweder ein Endwert (Kompaßblatt) oder ein mittlerer Wert.

Eine kausale Erklärung des Zustandekommens der fixen Lichtlage ist wohl mehrmals versucht, aber bisher doch noch nicht gefunden worden; dies gilt sowohl für euphotometrische als für das panphotometrische Blatt. Mit diesem schwierigen Problem bin ich seit Jahren beschäftigt und hoffe, später einen weiteren Beitrag zur Lösung desselben veröffentlichen zu können.

VII. Die variable Lichtlage des Blattes.

Bei meiner Studie über die Lichtlage der Blätter habe ich fast immer nur den weitaus häufigsten Fall, die fixe Licht-

lage, vor Augen gehabt. Nur gelegentlich reflektierte ich auf jene Fälle der Lichtlage des photometrischen Blattes, welche je nach der Stärke des wirksamen Lichtes eine Veränderung der Lage zur Schau tragen. Vollzieht sich das Zustandekommen der fixen Lichtlage nur während des Wachstums, so tritt sichtlich die durch starke Lichtwirkung vollzogene veränderliche Lichtlage auch nach Abschluß des Wachstums ein. Es sind zweifellos Variationsbewegungen, welche hier die Lichtlage beherrschen, und es ist lange erwiesen, daß die im Sonnenschein sich vollziehenden Lageänderungen derartiger Blätter sich gerade dann erst deutlich einstellen, wenn das Wachstum des Blattes beendigt ist.

Einen einzigen Fall solcher veränderlicher Lichtlage habe ich bisher genau studiert. Derselbe betraf die Blätter von *Robinia Pseudoacacia.*[1]

Es ergab sich, daß jedes einzelne Blatt dieses Baumes je nach den Beleuchtungsverhältnissen befähigt ist, entweder den euphotometrischen oder den panphotometrischen Charakter anzunehmen. Im mäßigen oder starken diffusen Lichte und auch bei niederen Sonnenständen, wenn also das Licht ein gemischtes ist und aus diffusem Lichte und aus direktem Sonnenlichte von geringer Intensität besteht, ist das Blatt euphotometrisch: jedes Fiederblättchen und häufig das ganze gefiederte Blatt steht genau senkrecht auf dem stärksten diffusen Lichte. Wenn die Sonne sich höher erhebt und ihre Strahlen eine größere Intensität gewinnen, erheben sich die Blätter, die Sonnenstrahlen treffen unter immer kleineren Winkeln auf die Blätter, bis sich endlich diese parallel zu den Strahlen der Sonne stellen, wobei die Blättchen sich mit der Oberseite berühren. Diese Stellung wird im Sommer aber schon eingehalten, bevor die Sonne ihre größte Höhe erreichte. Das Blatt von *Robinia Pseudoacacia* ist unter dem Einflusse des direkten Sonnenlichtes und nur unter diesem Einflusse — diffuses Licht von noch so hoher Intensität bringt nach meinen

---

[1] Über die Anpassung der Pflanze an das diffuse Tages- und das direkte Sonnenlicht. Festschrift für Treub (Annal. de Jard. Botanique de Buitenzorg, 2e Ser., Suppl. III, Leiden 1909, p. 47 ff.).

Beobachtungen diesen Effekt nicht hervor — panphotometrisch geworden. Das Blatt dieses Baumes zeigt den höchsten Grad der Anpassung an die jeweiligen Verhältnisse der Beleuchtung durch seine photometrische Ausbildung. Während bei fixer Lichtlage das Blatt entweder euphotometrisch oder panphotometrisch wird, also entweder das dargebotene diffuse Licht möglichst ausnützt oder bei Sonnenbeleuchtung das starke Sonnenlicht abwehrt und von dem diffusen Lichte nur soviel aufnimmt, als mit seiner Abwehr des schädlichen Sonnenlichtes verträglich wird, in jedem dieser beiden Fälle aber einen stationären Zustand annimmt, zeigt das Blatt von *Robinia Pseudoacacia* ein viel vollkommeneres Verhalten, indem es je nach den Beleuchtungsverhältnissen entweder euphotometrisch oder panphotometrisch wird und aus einem dieser Zustände immer wieder leicht in den anderen überzugehen vermag. Der Vorteil, den das Blatt durch diese vollendete photometrische Ausbildung gewinnt, liegt auf der Hand. Das bei fixer Lichtlage panphotometrisch gewordene Blatt bleibt in diesem Zustande fortwährend und wird deshalb bei bloß diffuser Beleuchtung weniger von dem diffusen Lichte aufnehmen, als wenn es den euphotometrischen Charakter besäße. Da aber gerade das diffuse Licht eine große physiologische Arbeit leistet, so erkennt man, daß die Fähigkeit eines Blattes, je nach den Beleuchtungsverhältnissen den euphotometrischen oder den panphotometrischen Charakter anzunehmen, der Pflanze einen größeren Vorteil gewährt, als die bei fixer Lichtlage sich einstellenden stationären photometrischen Zustände der Blätter der Pflanze zu bieten vermögen.

Überschaut man die in der photometrischen Ausbildung des Laubes begründete Anpassung des Laubblattes genau, so kann es gar nicht entgehen, daß bei allen photometrischen Blättern, ob sie nun die Fähigkeit besitzen, Variationsbewegungen auszuführen oder in fixer Lichtlage zu verharren, die spezifische Ausbildungsweise des photometrischen Charakters dieselbe bleibt: sie sind entweder euphotometrisch oder panphotometrisch. Der Unterschied in der Ausbildungsweise dieser Anpassungserscheinungen liegt nur darin, daß das Blatt ent-

weder die fixe Lichtlage annimmt und mithin nach Beendigung des Wachstums seine Lage zum Licht nicht mehr ändern kann oder daß es nach Beendigung des Wachstums noch durch Variationsbewegungen zum Lichte eine neue passende Lage anzunehmen vermag. So drängt sich also, ich möchte sagen von selbst, die Auffassung auf, daß der »fixen Lichtlage« eine »variable Lichtlage« gegenüberzustellen ist. Der Unterschied beider Formen der »Lichtlage der Blätter« braucht nach dem Vorhergehenden nicht mehr weiter hervorgehoben zu werden und es ist schon nach dem bisher Vorgetragenen selbstverständlich geworden, daß die »variable Lichtlage« der Blätter eine viel vollkommenere Form der Anpassung des Blattes an die Lichtstärke darstellt als die »fixe Lichtlage«.

Von dem hier schon erörterten Falle, den wir bei *Robinia Pseudoacacia* finden, ausgehend, will ich hier meine Beobachtungen, die ich über »variable Lichtlage« anstellte, zusammenstellen und diskutieren.

Doch möchte ich zunächst daran erinnern, daß ich gelegentlich schon auf Tatsachen hingewiesen habe, welche sich strenge genommen bereits auf die »variable Lichtlage« der Blätter beziehen. Schon in meiner Abhandlung über den Lichtgenuß der Gewächse von Wien, Buitenzorg und Kairo (1893/94) habe ich auf einige einschlägige Fälle hingewiesen. Ich will nur an die schon oben berührten sogenannten »Schattenbäume« erinnern. In meiner Arbeit über den Lichtgenuß der Pflanzen an den arktischen Vegetationsgrenzen habe ich darauf hingewiesen,[1] daß dort keine einzige Pflanze vorkommt, welche Variationsbewegungen auszuführen imstande ist, insbesondere fehlen dort vollständig die Papilionaceen, deren Blattorgane doch so häufig die Erscheinung der Variationsbewegung darbieten. An der arktischen Vegetationsgrenze sucht man deshalb — wie ich mich jetzt ausdrücken möchte — die »variable Lichtlage« des Blattes vergebens.

Es ist wohl auch ganz verständlich, daß die variable Lichtlage der Blätter, welche die vollendetste Anpassung der

[1] L. c., p. 368 ff. und p. 390.

Pflanze an die Beleuchtungsverhältnisse repräsentiert, unter der Herrschaft des arktischen Lichtklimas ganz unnötig erscheint. Wie wir gesehen haben, ist ja selbst die mit fixer Lichtlage verbundene photometrische Ausbildung dort häufig nicht zum Gedeihen der Pflanzen erforderlich und es erheben sich die Laubblätter dort gewöhnlich nur bis auf die oligophotometrische Stufe.

Zu meinen weiteren Studien über »variable Lichtlage« habe ich hauptsächlich Papilionaceen gewählt. Dieselben neigen sehr zur Ausbildung dieser Lichtlage und es gibt gewiß zahlreiche Arten, welche diese Eignung ihrer Laubblätter aufweisen, doch lange nicht alle. Es gibt Papilionaceen mit fixer Lichtlage, z. B. die von mir untersuchten *Genista*-Arten (*G. germanica, tinctoria, pilosa*). Daß auch *G. sagittalis* hierher zu rechnen ist, wurde schon oben berührt.[1] Ich bemerke ausdrücklich, daß unter den Papilionaceen auch Arten vorkommen, deren Blätter vollkommen aphotometrisch sind, z. B. die als kurze schmale Stacheln ausgebildeten Blätter von *Ulex europaeus*, und gewiß alle anderen Arten, welche ähnlich geformte Blätter besitzen.

Sehr eingehend habe ich in bezug auf »variable Lichtlage« *Coronilla emeroides* untersucht. Diese Pflanze ist mit der bei uns vorkommenden *Coronilla emerus* nahe verwandt, aber schon durch auffallend hohen Wuchs von letzterer unterschieden. Ich habe erstere Pflanze an mehreren Orten der adriatischen Küste, nämlich in Grignano (bei Triest), in Abbazia und auf Brioni in zahllosen Exemplaren vor mir gehabt und konnte die Verhältnisse der »variablen Lichtlage« an denselben eingehend studieren.

Ich will hier eine von mir in Abbazia angestellte, sehr interessante Beobachtung in den Vordergrund stellen, welche lehrt, daß im diffusen Lichte das Laub der genannten Pflanze einen streng euphotometrischen Charakter annimmt. Im Lorbeerwald von Abbazia sah ich einmal zufällig nebeneinander einen kleinen Strauch von *Ostrya carpinifolia* neben einem Strauch von *Coronilla emeroides*; die beiden hatten jene merkwürdige Form angenommen, welche manche mit euphotometrischem

---

[1] p. 144.

Laube bekleidete Sträucher oder verzweigte Bäume nicht selten im tiefen Waldesschatten annehmen.[1] Die Äste solcher Holzgewächse liegen nahezu in einer Horizontalfläche und eben in dieser Ebene liegen alle Blätter, die sich hier nach dem Zenitlichte orientieren, da unter diesen Beleuchtungsverhältnissen das Zenitlicht das stärkste ihnen dargebotene diffuse Licht ist. Diese Schattenformen von Holzgewächsen prägen es ohne allen Versuch — natürlich unter der übrigens leicht zu begründenden Voraussetzung, daß die Blätter photometrisch sind — auf das deutlichste aus, daß das Laub dieser Pflanzen euphotometrisch ist, da es sich nach dem stärksten ihm dargebotenen Lichte orientiert; sie lehren aber auch, daß diese Individuen an der untersten Grenze ihres Lichtbedarfes angelangt sind, da sie kein einziges Blatt hervorzubringen imstande gewesen sind, welches im Schatten ihres eigenen Laubes hätte bestehen können.

Ich habe über die Lichtlage der Blätter von *Coronilla emeroides* zahlreiche Beobachtungen angestellt, zunächst, um den Einfluß des diffusen Tageslichtes auf diese Lage noch näher kennen zu lernen. Es geschah dies erstlich an trüben Tagen, an welchen die direkte Wirkung des Sonnenlichtes von selbst ausgeschlossen war, sodann an sonnigen Tagen an solchen Stellen, an welchen nur zerstreutes Licht herrschte. An trüben Tagen konnte man mit Zuhilfenahme des Skioklisimeters leicht den euphotometrischen Charakter der Blätter im diffusen Lichte konstatieren. An sonnigen Tagen hatte man aber wohl zu achten, ob in längeren Zeiträumen kein Sonnenstrahl die Blätter getroffen habe. In solchen Fällen ließ sich gleichfalls mittels des Skioklisimeters der euphotometrische Charakter der Blätter konstatieren. In besonderen Fällen gelingt dies sogar ohne diesen Apparat: wenn nämlich das Laub dieser Pflanze von starkem diffusen Vorderlicht bestrahlt wird; es stehen dann die Blättchen des Fiederblattes genau in einer der vertikalen sehr genäherten Ebene. Diese Blättchen bieten dadurch sehr anschaulich den euphotometrischen Charakter dar.

---

[1] Lichtgenuß der Vegetation von Wien, Kairo und Buitenzorg. Diese Sitzungsberichte, Bd. 104 (1894), p. 658.

Im Sonnenlichte offenbart sich die »variable Lichtlage« der Blätter dieser Pflanze, indem sich an allen Blättern, die, wie wir gesehen haben, im diffusen Lichte euphotometrisch sind, ein Umschlag in Panphotometrie zu erkennen gibt. Es zeigt sich ähnlich so wie bei *Robinia Pseudoacacia* die Tendenz der Blättchen, sich in die Richtung des einfallenden Sonnenstrahls zu setzen. Aber *Coronilla emeroides* ist in ihrer Reaktion gegen das Sonnenlicht stumpfer als unsere Akazie. Ich habe nie gesehen, daß die Blättchen sich genau mit der Oberfläche berührt hätten; vielmehr bildeten dieselben gewöhnlich einen mehr oder weniger großen Winkel. Freilich darf ich nicht unerwähnt lassen, daß ich meine Beobachtungen an *Coronilla emeroides* nicht zu Zeiten des höchsten mittäglichen Sonnenstandes (zweite Hälfte des Juni) machte, sondern in Grignano im April, in Abbazia und auf Brioni im September und Oktober.

Bei genauerer Durchsicht der Literatur wird man vereinzelte Angaben finden. welche sich ungezwungen als Fälle von »variabler Lichtlage der Blätter« zu erkennen geben. Ich nenne da vor allem einen sehr bekannten, weil oftgenannten und leicht und häufig zu beobachtenden Fall: die im Sonnenlicht erfolgende Profilstellung der Blätter von *Phaseolus*-Arten, insbesondere von *Ph. multiflorus.* Im diffusen Tageslichte weichen die Blätter dieser Pflanze in ihrer Lage zum Lichte von gewöhnlichen Laubblättern nicht ab und sind — soweit meine eigenen Beobachtungen reichen — unter den genannten Beleuchtungsverhältnissen euphotometrisch. Im Sonnenlichte von größerer Intensität trachten sie in die Richtung der einfallenden Sonnenstrahlen zu gelangen: sie sind also im Sinne unserer Begriffsbegrenzung panphotometrisch, verhalten sich dementsprechend im wesentlichen dem Lichte gegenüber so wie die Blätter von *Robinia Pseudoacacia.* In gleicher oder in ähnlicher Weise verhalten sich nach Angabe mehrerer Autoren auch noch andere Papilionaceen und nahverwandte Pflanzen aus anderen Abteilungen der Leguminosen, ferner Oxalideen u. a.

Diese im Sonnenlichte sich vollziehenden Variationsbewegungen, welche die »variable Lichtlage der Blätter« hervor-

rufen, können leicht als solche erkannt werden. Bei Rücksichtnahme auf die Entstehungsursache wird eine Verwechslung einer panphotometrischen, auf Variationsbewegung zurückzuführenden Blattlage mit anderweitig verursachten Variationsbewegungen nicht zu besorgen sein. Man darf sich nur nicht durch den Augenschein trügen lassen. Es ist allerdings Regel, daß bei variabler Lichtlage die panphotometrische Reaktion in der Weise erfolgt, daß die Blättchen eines Fiederblattes sich mit den Oberseiten berühren (bei *Robinia Pseudoacacia*, *Amorpha fruticosa* etc.) oder hierzu die ausgesprochene Tendenz haben (*Coronilla emeroides*), was nur bei Aufwärtsbewegung erfolgen kann. Es gibt aber Fälle von Schlafbewegung, die ja ebenfalls auf Variationsbewegungen beruhen, bei welchen auch ein Aufwärtsstreben der Blätter zu einer Berührung der Oberseiten führt, z. B. bei *Mimosa pudica*.[1] Und während die Schlafbewegung gewöhnlich durch Abwärtsbewegung der Blättchen zustande kommt (z. B. bei *Robinia Pseudoacacia*), gibt es doch auch Pflanzen, welche dasselbe Bild bei panphotometrischer Lichtlage darbieten. Man muß eben auf die Ursache der Blattbewegung Rücksicht nehmen, um zu entscheiden, ob die Variationsbewegung der Blätter zur »variablen Lichtlage« führt. Für den Lichtschutz ist es im Grunde gleichgültig, ob die Bewegung der Blättchen nach aufwärts oder nach abwärts erfolgt, wenn nur das Ziel dieser Bewegung dahin gerichtet ist, in die Richtung der schädigend wirkenden Sonnenstrahlen zu gelangen. Dieses Ziel wird aber erreicht, mag das Blatt sich nach aufwärts oder nach abwärts stellen.

Aus einer großen Zahl von an verschiedenen Stöcken der *Coronilla emeroides* angestellten Beobachtungen muß ich im Zusammenhalt mit den an *Robinia* und anderen Pflanzen angestellten Beobachtungen schließen, daß auch bei »variabler Lichtlage« sich dieselbe Erscheinung einstellt wie bei fixer Lichtlage, daß nämlich bei verschiedenen Gewächsen der panphotometrische Charakter in verschiedenem Grade ausgeprägt ist. Am auffälligsten zeigt sich dies in jenen Fällen, welche ich

[1] Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, p. 483 f.

oben als »panphotometrische Hohlformen« zusammengefaßt habe. Ich nehme der größeren Anschaulichkeit halber den einfachsten Fall, den wir bei den panphotometrischen Blättern von *Syringa vulgaris* finden. Die Blatthälften erheben sich und schließen einen mehr oder minder großen Winkel miteinander ein. Dieser Winkel erreicht aber niemals den Wert Null, mit anderen Worten: es kommt niemals vor, daß die Oberseiten der Blatthälften sich faktisch berühren, also genau in die Richtung der Sonnenstrahlen kamen. Den extremen Fall, die faktische Berührung der Blattoberseiten, habe ich oben namhaft gemacht; ich fand denselben an der mehrfach schon erwähnten großblättrigen Klimmrose in Abbazia. So wie bei »fixer Lichtlage«, so zeigen also auch bei »variabler Lichtlage« die panphotometrischen Blätter sehr verschiedene Grade der Ausbildung. Ich sah dies selbst innerhalb der Grenzen einer und derselben Gattung, z. B. bei *Trifolium*. Die Blätter aller von mir beobachteten *Trifolium*-Arten zeichnen sich durch »variable Lichtlage« aus, im diffusen Lichte sind sie euphotometrisch, im Sonnenlicht offenbart sich aber der panphotometrische Charakter, indem die Blättchen aller Arten die Tendenz haben, die Richtung der Sonnenstrahlen zu gewinnen. Es geschieht dies aber in verschiedenem Maße. Es schien mir, daß *Trifolium*-Arten mit saftigen Blättern (z. B. *T. pratense*) und schwacher oder mangelnder Behaarung diese Eignung in höherem Grade besitzen als jene Kleearten, welche stark behaarte wasserarme Blätter besitzen, wie z. B. *Trifolium arvense*.

Ähnliches fand ich auch bei *Marsilia*-Arten. *M. quadrifolia* ist unter allen von mir untersuchten Pflanzen mit »variabler Lichtlage« diejenige, welche auf das direkte Sonnenlicht am feinsten reagiert. Schon bei einer Sonnenhöhe von 18 bis 20° beginnen die Blättchen sich nach der Richtung der Sonnenstrahlen zu orientieren, während die doch schon ziemlich empfindlichen Blättchen der *Robinia Pseudoacacia* sich erst zu erheben beginnen, wenn die Sonnenhöhe 20 bis 35° erreicht hat. Vergleicht man diesbezüglich die ganz kahlblättrige *Marsilia quadrifolia* mit *M. Drummondii*, deren Blätter stark behaart sind, so ergibt sich, daß die Blätter der letzteren viel

weniger sonnenempfindlich sind als die unserer Akazie oder der *M. quadrifolia*, indem sie erst bei einer Sonnenhöhe von 40 bis 45° sich zum Einfall der Sonnenstrahlen zu orientieren beginnen.

Beide *Marsilia*-Arten sind aber im diffusen Lichte euphotometrisch, wie ich denn überhaupt bei allen die »variable Lichtlage« aufweisenden Pflanzen gefunden habe, daß deren Blätter bei diffuser Beleuchtung euphotometrisch sind.

Was ich oben bloß angedeutet habe, tritt nunmehr mit voller Klarheit uns entgegen: Die »variable Lichtlage« repräsentiert die vollkommenste Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke des Standortes. Es zeigt sich nämlich, daß bei diesen Pflanzen jedes einzelne Blatt die Fähigkeit hat, je nach der Beleuchtung euphotometrisch oder panphotometrisch zu werden und bei jeder — nicht zu kurz anwährenden — Beleuchtungsänderung jenen Zustand anzunehmen, welcher unter den wirksamen Beleuchtungsverhältnissen der zweckmäßigste ist sowohl in bezug auf die Aufnahme des nützlichen als auf die Abwehr des schädlichen Lichtes.

VIII. Über den Unterschied in der Richtung euphotometrischer und panphotometrischer Blätter zum Lichteinfall.

Die Frage über die kausale Erklärung des Zustandekommens der Lichtlage euphotometrischer und panphotometrischer Blätter soll hier nicht erörtert werden. Ich behalte mir, wie schon bemerkt, vor, im Anschlusse an meine früheren, diesem Gegenstande gewidmeten Untersuchungen meine hierüber angestellten Beobachtungen und die hieraus abgeleiteten Anschauungen in einer später folgenden Abhandlung niederzulegen. Zweck dieses Paragraphen ist bloß der Nachweis des Unterschiedes, welcher sich in der Richtung der beiden genannten Arten photometrischer Blätter gegen das auffallende Licht zu erkennen gibt.

Schon aus den vorangegangenen Paragraphen geht klar hervor, daß sich die Richtungsverhältnisse der euphotometri-

schen Blätter von denen der panphotometrischen wesentlich unterscheiden, mögen diese biologischen Blattformen mit »fixer« oder mit »variabler« Lichtlage verbunden sein.

Höchst einfach sind diese Richtungsverhältnisse bei dem euphotometrischen Blatte: immer breitet sich dasselbe eben aus und die ebene Fläche, welche die Oberseite des Blattes begrenzt, steht senkrecht auf der Richtung des stärksten diffusen, auf das Blatt treffenden Lichtes. Es gibt sich in diesem Richtungsverhältnis die vollkommene Anpassung des Blattes an die diffuse Tagesbeleuchtung auf das klarste zu erkennen. Das euphotometrische Blatt nimmt in bezug auf die Beleuchtung jene Richtung an, die man so häufig nach Frank's Vorschlag als die transversalheliotropische bezeichnet, welcher bekanntlich Ch. Darwin's Diaheliotropismus zugrunde liegt.

Ganz im Gegensatze zum euphotometrischen Blatte tritt uns das panphotometrische Blatt, wie wir gesehen haben, in äußerlich sehr verschiedenen Formen und Richtungen entgegen. Achtet man aber genauer auf das Wesentliche dieser Form- und Richtungsverhältnisse, so tritt uns doch eine überraschende Einheitlichkeit im physiologischen Charakter all dieser als panphotometrisch zusammengefaßten Blätter entgegen. Mag ein solches Blatt als Hohlblatt, als Kompaßblatt oder wie immer ausgebildet sein: stets ist die Tendenz nachweisbar, durch Einstellung eines solchen Blattes oder von Teilen desselben in die Richtung des direkten Sonnenlichtes dem Einfluß dieses Lichtes sich dann zu entziehen, wenn dessen Wirkung infolge zu hoher Intensität schädigend einwirken würde. Diese Einstellung muß sich nicht gerade nur dem intensivsten Sonnenlichte gegenüber äußern, erfolgt aber doch im allgemeinen nur in einem Lichte von stärkerer Intensität. Und da die Richtung der Sonnenstrahlen im Laufe des Tages sich fortwährend ändert, so wird die Richtung des panphotometrischen Blattes, zumal bei fixer Lichtlage, entweder einem Endwerte der Intensität oder einem mittleren Intensitätswerte entsprechen.

Sowohl bei »fixer« als auch bei »variabler« Lichtlage wird die Tendenz, sich in die Richtung der direkten Sonnenstrahlen

zu stellen, in verschiedenem Grade sich ausprägen. Ich habe ja oben gezeigt, daß das panphotometrische Hohlblatt, wenn dessen Blatthälften eben sind oder die einer Blatthälfte entsprechenden Reihen von Blättchen in einer Ebene liegen, in verschiedenem Grade gegeneinander und zu den Sonnenstrahlen geneigt sind. Im extremsten Falle können diese Hälften sich berühren, wenn sie nämlich genau in die Richtung der einfallenden Sonnenstrahlen gekommen sind. Sie haben dann das Ziel ihrer Bewegung erreicht und damit den höchstmöglichen Schutz gegen die schädigende Wirkung des direkten Sonnenlichtes zuwege gebracht. Ich erinnere an die oben genannten Blätter einer Klimmrose und an die Blätter von *Robinia Pseudoacacia.* Ersterer Fall ist mit »fixer«, letzterer mit »variabler« Lichtlage verbunden. Die »variable Lichtlage« repräsentiert, wie schon bemerkt, die vollkommenere Form der Anpassung des Blattes an die Lichtstärke. Es ist deshalb ganz selbstverständlich, daß gerade bei der »variablen Lichtlage« sich häufig eine genauere Einstellung des Blattes, beziehungsweise seiner Teile in die Richtung des Lichteinfalles vollzieht.

Da das panphotometrische Blatt die Tendenz hat, sich in die Richtung des Lichtes (speziell des direkten Sonnenlichtes) zu stellen, so wäre diese Erscheinung bei jener weiteren Fassung des Begriffes »Heliotropismus«, den Pfeffer[1] vorschlug, als positiver Heliotropismus zu klassifizieren. Pfeffer versteht unter Heliotropismus alle jene Richtungsbewegungen, welche in Beziehung zur wirkenden Lichtrichtung stehen, ohne über die hierbei in Betracht kommenden physiologischen Prozesse irgend etwas »auszusagen oder vorauszusetzen«. Hier bewährt sich die Pfeffer'sche Aufstellung gewiß ganz gut; sie umschließt sowohl jene Fälle, welche bei »fixer Lichtlage« vorkommen und im wachsenden Organ sich vollziehen, als auch jene, welche bei »variabler Lichtlage« auftreten, wo das ausgewachsene Organ der Variationsbewegungen in seinen Richtungsverhältnissen zum Lichte beherrscht wird.

---

[1] Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II (1904), p. 547.

Ich selbst habe den Begriff »Heliotropismus« anders als Pfeffer formuliert,[1] nämlich als eine durch das Licht bedingte Wachstumsbewegung. Dadurch erscheint der Begriff enger begrenzt, aber innerhalb dieser engen Grenzen schärfer gefaßt. Wer sich dieser meiner Fassung anschließt, kann das Wort Heliotropismus zur Zusammenfassung der ganzen Erscheinung nicht gebrauchen.

Ein Begriff kann nur durch eine Definition fixiert werden. Ist die Definition so scharf, daß kein Zweifel besteht, was der Begriff ausdrücken will, so hat er seine logische Berechtigung. Man darf deshalb weder meine Begriffsaufstellung noch die später von Pfeffer vorgeschlagene verwerfen. Denn jede bietet Vorteile, wenn sie scharf im Sinne der entsprechenden Definition Verwendung findet. Ich sagte ja schon, daß ich zur Zusammenfassung der Beziehung der Lage des photometrischen Blattes zum Lichteinfall den Begriff Heliotropismus im Sinne Pfeffer's für sehr zweckmäßig halte. Aber man darf nicht übersehen, daß die Ausdrücke Transversalheliotropismus (bezüglich des euphotometrischen Blattes) und positiver Heliotropismus (bezüglich des panphotometrischen Blattes), beide Worte im Pfeffer'schen Sinne gemeint, doch nichts anderes aussagen, als daß das euphotometrische Blatt sich senkrecht, das panphotometrische parallel zum Lichteinfall stellt oder zu stellen strebt.

Indes kann man jetzt schon sagen, daß der positive Heliotropismus im Sinne Pfeffer's bei »fixer Lichtlage« in ganz anderer Weise zustande kommt als bei »variabler« und daß in beiden Fällen der positive Heliotropismus im Sinne Pfeffer's in sehr mannigfaltiger Weise bewirkt wird. Der Transversalheliotropismus der euphotometrischen Blätter scheint allerdings eine ganz einheitliche Erscheinung zu sein, über dessen Zustandekommen wir aber, trotz mannigfaltiger Erklärungsversuche, noch fast ganz im Dunkeln uns befinden.

Mit einer großen Annäherung an die Wirklichkeit kann man den Satz aufstellen, daß sowohl die euphotometrische als

---

[1] Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen. Erster Teil (1878), p. 34 ff. Zweiter Teil (1880), p. 22 ff.

die panphotometrische Ausbildung des Laubblattes auf Heliotropismus im Pfeffer'schen Sinne beruhen. Trotzdem gibt es Fälle panphotometrischer Ausbildung des Blattes, welche man nicht ohne weiteres in dieses einfache Schema einreihen kann. Ich denke da an das Kompaßblatt. Es steht vertikal in der Richtung N—S und eine seiner Seiten ist kontinuierlich von Osten und die andere von Westen her, hauptsächlich diffus, beleuchtet. Mit Rücksicht auf die vorherrschend diffuse Beleuchtung könnte man ohne vielen Zwang sagen, daß ein solches Blatt transversalheliotropisch ist. Freilich ist sein Gleichgewichtszustand ein anderer als im gewöhnlichen Falle, wo ausschließlich die Oberseite senkrecht auf das stärkste diffuse Licht gestellt ist, während hier sowohl die Ober- als die Unterseite senkrecht auf dem stärksten ihnen zugänglichen diffusen Licht stehen. Wie ist aber die meridionale Lage des Kompaßblattes in Einklang zu bringen mit unseren Vorstellungen über den Heliotropismus? Man denkt da immer nur an lineare Verhältnisse, während hier die Lage einer Fläche in Betracht kommt. Die Mittelrippe des Blattes, welche ja nach dem Lichte gewendet ist, könnte man als heliotropisch orientiert bezeichnen. Aber die Orientierung des ganzen Blattes zum Lichteinfall fordert eine Fassung, welche bisher in der Pflanzenphysiologie nicht gebräuchlich war und die ich zuerst für einen anderen Zweck in Anwendung brachte, um zu zeigen, ob ein positiv heliotropischer Stengel im diffusen Tageslichte das Endziel seiner Bewegung erreicht hat. Es geschah dies durch Anwendung der in der Astronomie gebräuchlichen Begriffe Höhe (Parallelkreis) und Azimut (Vertikalkreis) mit Zuhilfenahme des Skioklisimeters.[1] Die Lage des Kompaßblattes ist, dieser Auffassung zufolge, im Verhältnis zum stärksten Sonnenlichte heliotropisch orientiert, aber die Lage ist zudem eine solche, daß die Blattfläche im Vertikalkreis der Sonne zu stehen kommt.

Das photometrische Blatt ist, wie wir gesehen haben, entweder euphotometrisch oder panphotometrisch.

---

[1] Wiesner, Eine Methode zur Bestimmung der Richtung und Intensität des stärksten diffusen Lichtes eines bestimmten Lichtareals. Diese Sitzungsberichte, Bd. 119 (1910).

Es entsteht die Frage: Kann man von Graden der Ausbildung dieser beiden Blattypen sprechen?

Bezüglich des panphotometrischen Blattes ist die Antwort in den vorangegangenen Beobachtungen schon enthalten. Wir haben gesehen, daß der Grad der Ausbildung dieser Blattform ein sehr verschiedener sein kann. Doch gibt es auch hier Grenzfälle, wofür das Kompaßblatt ein ausgezeichnetes Beispiel bildet.

Es scheint in der Definition des euphotometrischen Blattes zu liegen, daß es keine Grade seiner Ausbildung geben könne. Allein man darf doch nicht übersehen, daß das Blatt in manchen Fällen, namentlich bei dem Übergang des panphotometrischen Blattes in das euphotometrische,[1] nur die Tendenz zur euphotometrischen Ausbildung hat, z. B. die Blattoberseite eine so schwache Konkavität aufweist, daß dieselbe zur Abwehr des direkten Sonnenlichtes absolut nichts beiträgt und bei der photochemischen Prüfung sich so gut wie euphotometrisch verhält, obgleich die Blattoberseite theoretisch doch weniger diffuses Licht auffängt als ein nach oben vollkommen eben begrenztes Blatt (das in der Natur natürlich nicht vorkommt!).

Von Graden der Ausbildung des euphotometrischen Blattes in dem Sinne wie beim panphotometrischen Blatte kann man also praktisch nicht sprechen. Im großen ganzen betrachtet, ist das euphotometrische Blatt im Vergleich zum panphotometrischen als einheitlich gestaltet zu betrachten.

Stumpf auf das Licht reagierende Blätter, welche den Übergang des aphotometrischen zum photometrischen bilden, haben wir oben schon als oligophotometrische bezeichnet.

Daß die Lagerungsverhältnisse des Blattes auf günstigen Lichteinfall eingerichtet sein können, ohne daß das Licht selbst die Ursache des Lagerungsverhältnisses bildet, ist oben bereits hervorgehoben worden. Ich habe solche Blätter als pseudophotometrische bezeichnet.

Solche pseudophotometrische Blätter kommen vielleicht häufiger in der Natur vor, als man anzunehmen geneigt ist.

---

[1] Siehe hierüber den folgenden Abschnitt.

Die fast allgemeine Verbreitung der spontanen Epinastie unter den photometrischen Blättern (vergl. oben p. 124) bringt es mit sich, daß das Blatt schon infolge dieser Eigenschaft seine Oberseite dem Lichte zuwendet. Dazu kommt aber noch, daß der Epinastie der Blätter sehr häufig bis zu einem bestimmten Grade negativer Geotropismus entgegenwirkt, was hin und wieder dahin führen kann, daß das Blatt an vertikaler Achse eine horizontale Stellung hervorruft, was für Oberlichtbeleuchtung die günstigste Lichtlage ist. Es kann also eine günstige Lichtlage an Blättern hervorgerufen werden, ohne daß das Licht die Ursache dieser Lage bildet. Das pseudophotometrische Blatt ist eben ein aphotometrisches.

Ich möchte hier nur auf zwei von mir gemachte Beobachtungsreihen hinweisen, welche zeigen, daß man — gewiß in vielen Fällen — durch sehr einfache Versuche entscheiden kann, ob ein Blatt photometrisch ist oder ob es Photometrie durch vom Licht unabhängige Wachstumsbewegungen vortäuscht, mit anderen Worten, ob es pseudophotometrisch ist.

Zu den Versuchen benutzte ich *Echeveria glauca* und *Goldfussia glomerata*. Die Versuchspflanzen waren eingetopft. Die Stöcke der *Echeveria* wurden in dreierlei Weise aufgestellt: normal, umgekehrt im Lichte und aufrecht im Dunkeln. In allen drei Fällen stellten sich die wachsenden Blätter in der gleichen Weise, nämlich quer zur Achse. Das Licht hat auf diese Stellung keinen Einfluß, auch die Schwerkraft ändert die Stellung nicht und es muß angenommen werden, daß die Lage des Blattes durch Epinastie beherrscht werde. Eine Spur von Aufrichtung der Blätter ist an der normal aufgestellten Pflanze im Vergleich zu der dunkel gehaltenen Pflanze wahrnehmbar, woraus man schließen darf, daß die spontane Epinastie der *Echeveria*-Blätter im Dunkeln sich vollständiger als im Lichte vollzieht. Der negative Geotropismus der Blätter wird im Finstern durch die verstärkte Epinastie völlig überwunden und kommt am normalen Blatte nur in sehr geringem Grade zur Geltung. Es zeigt sich also, daß der pseudophotometrische Charakter des *Echeveria*-Blattes fast ganz durch (spontane) Epinastie beherrscht wird.

Goldfussia glomerata gab ein anderes Resultat. Die Stöcke dieser Pflanze wurden normal, umgekehrt im Licht und umgekehrt im Dunkeln aufgestellt. Die im Dunkeln umgekehrt aufgestellten Pflanzen wendeten alle wachsenden Blätter nach aufwärts und die Enden sogar nach oben. Die Epinastie dieser Blätter ging in einzelnen Fällen so weit, daß der größte Teil des Blattes mit seiner Oberseite nach oben gewendet war. Die im Licht umgekehrt aufgestellten Stöcke zeigten folgendes interessante Verhalten. Die jungen wachsenden Blätter, welche eine Länge von $^1/_4$—$^1/_3$ erreicht hatten, verhielten sich so wie die Blätter der dunkel gehaltenen und umgekehrt aufgestellten: sie wendeten sich epinastisch und negativ geotropisch nach aufwärts und zum Teil sogar nach oben. Aber die im stärksten Wachstum begriffenen Blätter, die eine Länge von $^2/_3$—$^3/_4$ der ausgewachsenen Blätter zeigten, wendeten unter sichtlicher Drehung des Blattstiels ihre Blattoberseiten dem stärksten diffusen Lichte zu, stellten sich nämlich senkrecht auf dasselbe. Die jungen Blätter werden in ihrer Lage sowohl durch Epinastie als negativen Geotropismus, nicht aber durch Licht beherrscht, erst die älteren (aber noch wachsenden Blätter) werden durch das Licht orientiert.

Wie man sieht, ist das Blatt der *Goldfussia glomerata* photometrisch. Es ist im diffusen Lichte euphotometrisch. Aber, wie aus obigen Versuchen hervorgeht, stellt sich der photometrische Charakter der Blätter dieser Pflanze erst in späteren Entwicklungsstadien ein; in Jugendzuständen ist das Blatt hingegen pseudophotometrisch und die Lage wird bestimmt durch das Entgegenwirken von negativem Geotropismus und (spontaner) Epinastie, wie der Vergleich der im Dunkeln erfolgenden Emporkrümmung der Blätter lehrt.[1]

---

[1] Über Zusammen- und Entgegenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus siehe Wiesner, Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane, diese Berichte, Bd. 111 (1902), ferner siehe hierüber auch Wiesner, Ber. der Deutschen Bot. Ges., Bd. 20 (1902), p. 321 ff. Siehe weiter auch H. de Vries, Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg (1872), Wiesner, Heliotropismus, II. Teil (1880), und Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 2 (1904), p. 688.

Aus diesen und anderen Versuchen schließe ich, daß der pseudophotometrische Charakter der Blätter entweder durch (spontane) Epinastie des Blattes allein oder durch das Entgegenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus zustandekommt.

Zweiter Abschnitt.

Studien über Lichtgenuß.

Die Frage, um die es sich in diesem Abschnitt hauptsächlich handelt, lautet: Innerhalb welcher Lichtgenußgrenzen verhält sich das Blatt einer bestimmten Pflanze panphotometrisch und innerhalb welcher Grenzen euphotometrisch?

Auf Grund zahlreicher Beobachtungen habe ich schon früher im allgemeinen festgestellt, daß an einer und derselben Pflanze bei höheren Lichtgenußwerten (bei direkter Besonnung) der panphotometrische, bei niederen Werten (bei Beleuchtung im diffusen Lichte) der euphotometrische Charakter des Blattes zur Ausbildung gelangt. Es ist dies bei vielen Pflanzenarten der Fall. Es gibt aber auch Gewächse, deren Laub ausschließlich euphotometrisch oder ausschließlich panphotometrisch ausgebildet ist. Ich spreche hier zunächst nur von Gewächsen, welche den angegebenen photometrischen Doppelcharakter an sich tragen. Hat man es mit Holzgewächsen dieser Art zu tun, so kann an einem und demselben Baum oder Strauch der photometrische Doppelcharakter festgestellt werden; handelt es sich aber um eine kraut- oder staudenartige Pflanze, so entscheidet in der Regel der Standort, ob die Blätter sich euphotometrisch oder panphotometrisch ausbilden.

Das Neue, was ich in diesem Abschnitt bezüglich der genannten Erscheinungsform des Lichtgenusses vorbringen werde, ist die zahlenmäßige Feststellung der Lichtgenußwerte, bei welchen das Blatt panphotometrisch, beziehungsweise euphotometrisch ausgebildet wird. Diese zahlenmäßige Feststellung ist von hohem Interesse, da sie uns von einer neuen Seite her das Verhalten des Laubblattes verschiedener

Pflanzen zu den Graden der Lichtstärke der natürlichen Beleuchtungsverhältnisse vor Augen führt.

Es folgen dann weiter in diesem Abschnitt einige spezielle Beobachtungen über den Lichtgenuß von Pflanzen, welche innerhalb enger Grenzen hohen Lichtgenusses sich bewegen. Endlich bringe ich hier auch Belege für die Tatsache, daß bei manchen Pflanzen auch bei sehr hohem Lichtgenuß, selbst bei dem möglichen Maximum des Lichtgenusses (nämlich bei $L = 1$) der euphotometrische Charakter des Blattes erhalten bleiben kann. Da also selbst an stark besonnten Standorten euphotometrische Blätter zur Ausbildung gelangen können, so wird von einer neuen Seite her gezeigt, daß man das euphotometrische Blatt nicht einfach mit dem »Schattenblatt« identifizieren darf. Daß man auch das panphotometrische Blatt nicht einfach als »Sonnenblatt« ansehen dürfe, wurde schon oben auseinandergesetzt, wo gezeigt wurde, daß ersteres erst bei einer Sonnenwirkung von größerer Intensität zustandekommt.

Es handelt sich in der nachfolgenden Zusammenstellung nur um Gewächse, welche den genannten photometrischen Doppelcharakter an sich tragen, also teils euphotometrische, teils panphotometrische Blätter zur Ausbildung bringen.

Die nachfolgenden Daten stützen sich auf Beobachtungen, welche ich in den letzten drei Jahren zum Teil in Niederösterreich (Wien und Baden, während der ganzen Vegetationsperiode), zum Teil an der adriatischen Küste (Abbazia und Brioni im September und Oktober, Grignano im Frühling) angestellt habe.

1. *Buxus sempervirens*. Die Beobachtungen wurden in Wien und Baden ausgeführt. Nach früheren von mir durchgeführten Untersuchungen ist das Maximum des Lichtgenusses des Buchsbaums $= 1$, während das Minimum sehr tief, bei etwa $^1/_{100}$ gelegen ist. Der panphotometrische Charakter des Laubes spricht sich nicht nur in der gekrümmten, zumeist konvexen Form des Blattes, sondern auch in dem Aufrichtungsstreben des Blattes aus. Der euphotometrische Charakter des Laubes gibt sich gleichfalls in doppelter Weise zu erkennen: das Blatt ist eben und die euphotometrischen Blätter eines Sprosses liegen in einer Ebene oder haben die ausgesprochene

Tendenz, in eine Ebene sich zu stellen; die Anordnung der Blätter ist dann eine scheinbar zweireihige, besser gesagt, eine kammförmige, wie die der Nadeln eines Tannensprosses. Es läßt sich deshalb das panphotometrische Laub von dem euphotometrischen leicht unterscheiden.

An großem, dichtem, regulär geschnittenem Buchs wird man an den Nordseiten den euphotometrischen Charakter häufig gut ausgebildet finden, während an der Südseite der panphotometrische besonders gut ausgeprägt ist. An der Südseite eines solchen Buchsbaums ist der kritische Punkt des Lichtgenusses, nämlich jener, bei welchem der panphotometrische Charakter des Blattes aufhört und der euphotometrische beginnt, bei $^1/_{35}-^1/_{40}$; an der Ost- und Westseite ist er aber höher gelegen, nach den mir vorliegenden Beobachtungen bei $^1/_{10}$, $^1/_{15}$, $^1/_{17}$ bis $^1/_{25}$. Daß an den Nordseiten eines solchen Gewächses der euphotometrische Charakter des Blattes nicht immer scharf, ja überhaupt nicht immer ausgebildet wird, geht erstlich aus der Tatsache hervor, daß im Hochsommer auch die Nordseite von der Sonne getroffen wird und bei nicht geschlossener Krone auch Südlicht auf das an der Nordseite des Baumes gelegene Laub einwirken kann.

Steht Buchs auf entschieden schattigen Standorten, so wird das ganze Laub euphotometrisch, die Blätter stehen alle förmlich zweireihig (kammförmig) und es erhält der Strauch dadurch ein ganz charakteristisches Aussehen. Im Badener Parke habe ich an einer schattigen Stelle zahlreiche nebeneinander gepflanzte Büsche von so gestaltetem Buchs ein paar Jahre hindurch zu sehen Gelegenheit gehabt.

2. *Taxus baccata*. Das Maximum des Lichtgenusses der Eibe ist $=1$, das Minimum ist bisher noch nicht genau ermittelt worden. Es liegt augenscheinlich sehr tief. Nach einigen Beobachtungen, die ich in Wien und Umgebung anstellte, scheint es zwischen $^1/_{70}-^1/_{80}$ gelegen zu sein. Auch bei diesem Holzgewächse ist die photometrische Ausbildung eine doppelte, indem die vorzugsweise schattenständigen Blätter euphotometrisch, die sonnenständigen panphotometrisch ausgebildet sind. Der Unterschied beider photometrischen Blätter liegt aber hier nicht in der äußeren Form, sondern in der Lage. So wie

beim Buchsbaum stehen auch bei der Eibe die euphotometrischen Blätter kammförmig, alle nahezu in einer Ebene, senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes, so daß häufig der ganze Sproß, so wie wir es bei Buchs kennen lernten, als euphotometrisch zu betrachten ist. Man kann aber auch bei der Eibe panphotometrische Sprosse unterscheiden, bei welchen die Blätter nicht in einer Ebene liegen, sondern sich mehr oder minder stark erheben. Das einzelne panphotometrische Blatt steht nicht in der auf die Richtung des stärksten diffusen Lichtes senkrechten Ebene, sondern ist mehr oder minder stark aufgerichtet und nähert sich der Richtung der Strahlen höherer Sonnenstände.[1]

Die Feststellung des kritischen Punktes des Lichtgenusses erfolgte an einigen hohen, dicht benadelten, kegelförmig geschnittenen Eiben im Badener Parke. An der Nordseite der Bäume trat der euphotometrische Charakter der Blätter stark hervor, an der Südseite der panphotometrische Charakter. Ost- und Westseiten verhielten sich intermediär. Der kritische Punkt des Lichtgenusses lag an der Südseite bei $^1/_{20}$, an den Ost- und Westseiten aber höher: es ergaben sich Werte, welche bis auf $^1/_{11}$ oder sogar $^1/_{10}$ hinabreichten.

3. *Evonymus japonica.* Dieses Holzgewächs wird in Abbazia in stattlichen Exemplaren kultiviert, sowohl die normale als die panaschierte Form. Es wurde schon oben (p. 138 und 139) bemerkt, daß das Blatt dieser Pflanze je nach der Beleuchtung entweder panphotometrisch oder euphotometrisch ausgebildet ist und das panphotometrische Blatt entweder durch Aufrichtung allein oder zudem auch durch konkave Krümmung der Oberseiten ausgezeichnet ist. Das Maximum des Lichtgenusses ist $= 1$, das Minimum ist tief gelegen, wurde aber noch nicht genau ermittelt. Nach den bisherigen Beobachtungen liegt es unter $^1/_{50}$. An den stark besonnten Teilen der Laubkrone reicht das panphotometrische Blatt bis zu einem Lichgenuß $= ^1/_{19}$ hinab.

4. *Laurus nobilis.* Die sonnenbestrahlten Blätter sind panphotometrisch durch Aufrichtung. An gut besonnten Bäumen

[1] Über das panphotometrische Blatt von *Taxus baccata* siehe oben p. 136 ff.

reicht der panphotometrische Charakter des Blattes bis $^1/_{16}$ hinab. Das Maximum des Lichtgenusses ist $=1$, das Minimum ist schwer zu bestimmen, weil das Lorbeerblatt, natürlich ohne normal zu funktionieren, durch lange Zeit hindurch Dunkelheit verträgt, ohne abzusterben. Während sonst infolge späterer Überschattung unterhalb das Lichtgenußminimum geratende Blätter rasch absterben, erhalten sich derartige Lorbeerblätter lange und erschweren die Bestimmung dieses Kardinalpunktes des Lichtgenusses. Mit Sicherheit kann ich nach den bisherigen, von mir in Abbazia und auf Brioni angestellten Beobachtungen nur aussagen, daß das Minimum des Lichtgenusses von *Laurus nobilis* unter $^1/_{53}$ gelegen ist. Wahrscheinlich liegt es noch beträchtlich tiefer.

5. *Cercis siliquastrum*, Abbazia. Kritischer Punkt des Lichtgenusses für die Ausbildung des photometrischen Blattcharakters $^1/_{10}$, Maximum $= ^1/_{1 \cdot 5}$, Minimum noch nicht genau ermittelt, jedenfalls aber tief unter $^1/_{10}$.

6. *Broussonetia papyrifera*, Baden bei Wien. Kritischer Punkt an den Südseiten dichtbelaubter Bäume $^1/_{10}$, an Ost- und Westseiten $^1/_4$ oder selbst $^1/_3$. Maximum $=1$, Minimum $^1/_{35}$.

7. *Syringa vulgaris*, Wien. Kritischer Punkt an den Sonnenseiten $^1/_4 - ^1/_6$. Maximum $=1$, Minimum $^1/_{28}$.

8. *Mespilus japonica*, Abbazia. Kritischer Punkt bei $^1/_5$. Maximum $=1$, Minimum unter $^1/_{25}$.

9. *Olea europaea*. In der Umgebung von Lovrana (Istrien, in der Nähe von Abbazia), wo der Ölbaum reichlich kultiviert wird, habe ich zahlreiche Beobachtungen über den Lichtgenuß dieses Baumes angestellt. Ich fand in der Regel den Lichtgenuß $= 1 - ^1/_9$ und in diesem Falle das Laub vollständig panphotometrisch ausgebildet. Doch fand ich einzelne Bäume, welche auffallend dichter belaubt waren als die sonst dort kultivierten, mit einem Lichtgenuß $= 1 - ^1/_{12}$. In der Nähe des Minimums, nämlich bei $^1/_{11} - ^1/_{12}$, hatten die Blätter entschieden schon den euphotometrischen Charakter angenommen. Hier tritt also der merkwürdige Fall ein, daß der kritische Punkt für die photometrische Ausbildung des Blattes in der Nähe des Lichtgenußminimums gelegen ist oder faktisch gar nicht erreicht wird.

10. *Ficus carica.* Nach Beobachtungen, welche ich in Abbazia anstellte, bietet der gemeine Feigenbaum in bezug auf die photometrische Ausbildung der Blätter im Vergleiche zum Ölbaum geradezu den entgegengesetzten Charakter dar. Im großen ganzen ist nämlich das Laub des Feigenbaumes euphotometrisch ausgebildet und nur in der Nähe des Maximums des Lichtgenusses (= 1) nimmt das Blatt einen deutlich ausgesprochenen panphotometrischen Charakter an, indem es ein »Hohlblatt« im oben (p. 137) angegebenen Sinne bildet. Es ist gewöhnlich nach oben konkav, selten konvex. Nach den von mir vorgenommenen photometrischen Messungen wird schon bei $L = {}^{1}/_{1\cdot 8}$ das Blatt von *Ficus carica* euphotometrisch. Minimum tief unter $^{1}/_{20}$.

11. Ich komme nun, nachdem ich den photometrischen Charakter einiger Holzgewächse geschildert habe, zu einigen interessanten photometrischen Studien, welche sich auf eine Staude beziehen.

Ich habe schon oben (p. 139) den photometrischen Doppelcharakter des Laubes von *Cineraria maritima* geschildert. Diese Pflanze besitzt ein weißfilziges, panphotometrisches Hohlblatt, während das euphotometrische Blatt eben und kahl oder fast kahl ist und grün gefärbt erscheint. Die Pflanze kommt auf den sonnigsten Standorten, auch bei völlig freier Exposition vor. Das Maximum des Lichtgenusses ist somit = 1. Das Minimum scheint bis $^{1}/_{50}$ hinabzureichen. Die von mir beobachteten Werte gehen von $^{1}/_{35}$ bis $^{1}/_{50}$ hinab. Meine Beobachtungen beziehen sich auf ausgebildete kultivierte und verwilderte Pflanzen, die man nicht selten am Strande von Abbazia findet. Um das wahre Minimum zu finden, müßte man die Pflanze bei verschiedenen Intensitäten im diffusen Lichte kultivieren, um zu sehen, bei welchem Anteil des Himmelslichtes sich die euphotometrischen Blätter noch ausbilden. Welcher Wert dem wahren Minimum auch zukomme, jedenfalls liegt der kritische Punkt des Lichtgenusses weit vom Minimum des Lichtgenusses entfernt. Ich fand diesen kritischen Punkt bei $^{1}/_{25}$, d. h. von einem relativen Lichtgenuß = $^{1}/_{25}$ an bis zum Minimum verhält sich das Blatt von *Cineraria maritima* euphotometrisch.

12. Es scheint mir hier am Platze, einiger Beobachtungen zu gedenken, welche ich an *Ficus stipularis* vor einigen Jahren im Frühling in Miramare und im letzten Herbst (1910) in Abbazia anstellte. Der höchst auffälligen Heterophyllie dieser bekannten Gewächshauspflanze wird oft gedacht. Die Pflanze bringt kleine dünne und große derbe Blätter hervor. Zwischen diesen beiden Kategorien von Blättern gibt es keinen Übergang. Das Laub dieser Pflanze zeigt also tatsächlich klar ausgesprochene Heterophyllie. Diese Heterophyllie prägt sich nun nicht nur in der äußeren Form (und, wie bekannt, auch im anatomischen Baue) des Blattes, sondern selbst im photometrischen Charakter des Blattes aus. Die kleinen dünnen Blätter sind nämlich euphotometrisch, die großen derben Blätter hingegen entweder panphotometrisch oder euphotometrisch. Der panphotometrische Charakter kommt in doppelter Weise zum Ausdruck: so wie bei *Evonymus japonicus* streben die Blätter nicht nur aufwärts, sondern werden auch zu »Hohlblättern« (im obigen Sinne), wobei die Oberseiten stets konkav werden. Von $L = {}^1/_4$—${}^1/_3$ an wird das große derbe Blatt eben und damit auch, wie die Beobachtung lehrt, euphotometrisch.

Die Lichtgenußgrenzen von *Ficus stipularis* sind noch nicht ermittelt worden; es scheint aber nach einigen meiner Beobachtungen, daß das Lichtgenußminimum bei den kleinen Blättern niedriger als bei den großen gelegen ist, was unter anderem daraus hervorgeht, daß die ersteren eine starke, die letzteren fast gar keine Überschattung vertragen.

13. Ein charakteristisches photometrisches Verhalten bietet *Crithmum maritimum* dar. Es ist dies eine in bezug auf den Lichtgenuß hoch gestimmte Pflanze. An den adriatischen Küsten habe ich diese Pflanze in zahllosen Exemplaren beobachtet. Ich finde, daß der Lichtgenuß derselben ein auffallend hoher ist und nur innerhalb sehr enger Grenzen ($1 - {}^1/_7$) schwankt. Die Blätter sind so gut wie aphotometrisch und nur bei einigermaßen eingeschränktem Lichtzufluß werden sie schwach photometrisch (oligophotometrisch[1]). An der unteren Grenze des Lichtgenusses

[1] Siehe oben p. 123.

($^1/_6$—$^1/_7$) ändert sich nach meinen Wahrnehmungen der Habitus der Pflanze; es werden relativ viel Blätter und wenig oder gar keine Blüten gebildet, das Blatt ist reichlicher gefiedert, überhaupt reichlicher ausgestaltet, größer, aber weniger sukkulent und deutlich photometrisch.

Ich komme nun zu einem interessanten Gegenstand: zu der schon oben berührten Tatsache, daß Pflanzen existieren, welche auch ihre Sonnenblätter euphotometrisch ausbilden. Zu diesen Gewächsen gehören sowohl Holzgewächse als Stauden und krautartige Pflanzen.

Es gewinnt den Anschein, als würden derartige Gewächse sehr häufig vorkommen. Ich erinnere an jene zahllosen Pflanzen, welche eine grundständige flach ausgebreitete Blattrosette bilden, die, wie man häufig sagt, Wurzelblätter tragen. Man darf sich aber nicht durch den Augenschein täuschen lassen. Die horizontale Lage der sogenannten Wurzelblätter muß nicht gerade der Ausdruck einer euphotometrischen Ausbildung sein. Die Blätter könnten, wie ich mich oben ausdrückte, auch pseudophotometrisch[1] sein, d. h. sie können eine sehr zweckmäßige fixe Lichtlage annehmen, ohne daß das Licht die Ursache dieser zweckmäßigen Richtung bilden müsse. Es kann, wie ich oben zeigte, entweder spontane Epinastie oder diese mit negativem Geotropismus kombiniert eine pseudophotometrische Lage zuwege bringen. Um nur von grundständigen Blättern zu sprechen, so habe ich oben nachgewiesen, daß die Blätter der grundständigen Blattrosette der *Echeveria glauca* tatsächlich pseudophotometrisch sind, und habe gezeigt, wie die günstige, aber vom Licht unabhängige Lage zustande kommt. Es wird immer darauf ankommen, den photometrischen Charakter eines Blattes sicherzustellen, um Verwechslungen mit pseudophotometrischen Blättern hintanzuhalten.

Diese Vorsicht ist sowohl rücksichtlich der euphotometrischen als auch der panphotometrischen Blätter zu gebrauchen. Es gibt zweifellos Blätter, welche anscheinend panphotometrisch sind, tatsächlich aber nur den panphotometrischen Charakter vortäuschen, was häufig durch eine

---

[1] Siehe oben p. 160, 162.

stark ausgebildete spontane Epinastie herbeigeführt wird, also gänzlich unabhängig vom Lichte zustande kommt.

14. und 15. Unter den Holzgewächsen, deren der vollen Sonnenstrahlung ausgesetzte Blätter sich tatsächlich euphotometrisch ausbilden, nenne ich *Castanea vesca* und *Paliurus aculeatus*.

Meine auf *Castanea vesca* Bezug nehmenden Beobachtungen stellte ich an zahlreichen Bäumen an, welche in Abbazia und Lovrana auf sonnigen Standorten zu normaler Entwicklung gekommen waren. Ich fand, daß die Blätter der süßen Kastanie, mögen sie im Schatten der Laubkrone oder, der Sonne ausgesetzt, in deren Peripherie, zur Entwicklung gekommen sein, eben ausgebreitet sind und faktisch den euphotometrischen Charakter besitzen. Nur an den Südseiten, der Glut der Mittagssonne ausgesetzt, zeigt sich eine geringe Tendenz zur konkaven Wölbung des Blattes. Aber die Wölbung ist so gering, daß sie als Schutz gegen die schädigende Wirkung des direkten Sonnenlichtes absolut nicht angesehen werden kann. Breitet man an einem solchen Blatte photographisches Papier aus und vergleicht man die hierbei sich einstellende, durch das Licht hervorgebrachte Schwärzung mit einer unter genau denselben Verhältnissen zustandekommenden Schwärzung eines völlig eben ausgebreiteten Blattes, so findet man für gleiche Expositionszeiten keinen Unterschied im Farbenton; auch steht ein solches schwach gewölbtes Blatt fast genau senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes wie ein eben ausgebreitetes euphotometrisches Blatt. Man darf deshalb solche ganz schwach gewölbte Blätter noch immer als euphotometrisch betrachten. Daß die Blätter der süßen Kastanie nicht pseudophotometrisch sind, sieht man dort, wo sie sich gegen geneigt einfallendes diffuses Licht orientieren.

Es ist höchst überraschend, daß auch die Blätter von *Paliurus aculeatus* euphotometrisch sind, obgleich dieser xerophytische Strauch gewöhnlich auf den sonnigsten Standorten vorkommt. Man findet nun allerdings auch an dieser Pflanze wie bei *Castanea vesca* manche Blätter ganz schwach konkav gekrümmt, aber auch diese flache Konkavität bietet dem Blatte gar keinen Schutz gegen die Sonnenstrahlung dar,

auch entspricht die Lage solcher Blätter dem euphotometrischen Charakter. Wo dieser Strauch vom Vorderlicht beleuchtet ist, z. B., was ich in Abbazia oft gesehen habe, am Waldrande vorkommt, spricht sich der euphotometrische Charakter des Blattes dadurch scharf aus, daß dasselbe fast vertikal aufgerichtet ist. Prüft man dann mit dem Skioklisimeter, so erkennt man, daß es sich genau senkrecht zum stärksten diffusen Licht orientiert hat, mit anderen Worten, daß es euphotometrisch ist.

16. Von krautigen Pflanzen, deren Blätter selbst dann euphotometrisch sind, wenn sie völlig frei exponiert sind, mithin bei klarem Himmel im Sommer einer Sonnenstrahlung ausgesetzt sind, welche von Nordost bis Südwest reicht, nenne ich *Solanum nigrum*. Sie kommt bekanntlich an völlig sonnigen, an halbsonnigen und auch an schattigen Orten vor. Im Schatten bei Oberlicht stehen die Blätter horizontal, auf halbschattigen Plätzen bei Vorderlichtbeleuchtung hingegen nahezu vertikal, was schon auf den euphotometrischen Charakter schließen läßt. Aber mit Zuhilfenahme des Skioklisimeters läßt sich zeigen, daß, wo immer auch die Pflanze stehen mag, ihre Blätter senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihnen zugewiesenen Lichtareals gestellt sind, mit anderen Worten, daß sie euphotometrisch sind. Dies scheint auch bei der nächstverwandten Art, nämlich bei *Solanum miniatum*, zuzutreffen.

Diese höchst merkwürdige Erscheinung, daß nämlich die Blätter einer Pflanze bei allen Beleuchtungsverhältnissen euphotometrisch ausgebildet sind, ob sie auf sonnigen oder schattigen Standorten auftreten, mit anderen Worten: ob sie als Sonnenblätter oder als Schattenblätter ausgebildet sind, scheint auch noch bei anderen krautartigen Pflanzen vorzukommen. Es ist aber eine mühevolle Sache, dies mit aller Sicherheit nachzuweisen, weshalb ich trotz zahlreicher Einzelbeobachtungen mich doch beschränken möchte, dies einstweilen bloß für *Solanum nigrum* auszusagen. Es handelt sich mir ja nur um die Aufstellung bestimmter photometrischer Blattypen und nicht um die Aufsuchung ihrer Verbreitung im Pflanzenreiche, weshalb ich mich mit der eben gemachten Feststellung begnüge.

Hier liegt also der Fall vor, daß die Blätter einer Pflanze bei den verschiedensten Beleuchtungsarten, dem Sonnen- und dem diffusen Licht ausgesetzt, nur einen bestimmten photometrischen Charakter annehmen, und zwar euphotometrisch sind. Es ist hier bezüglich einer krautartigen Pflanze dasselbe nachgewiesen, was ich oben auch bezüglich einiger Holzpflanzen (*Castanea vesca*, *Paliurus aculeatus*) zeigte. Das merkwürdige Verhalten des euphotometrischen Sonnenblattes soll weiter unten unserem Verständnisse nähergebracht werden.

17. Daß auch krautige Pflanzen existieren, welche gleich zahlreichen Holzgewächsen und Stauden ihr Laub teils panphotometrisch, teils euphotometrisch ausbilden, will ich durch ein Beispiel belegen. *Mirabilis Jalappa* bildet immer, wenn die ganze Pflanze beschattet ist, nur euphotometrische Blätter aus; ist sie aber so situiert, daß ein Teil des Laubes der Sonne ausgesetzt ist, ein anderer im Schatten des eigenen Laubes steht, so besteht ersteres aus panphotometrischen, letzteres aus euphotometrischen Blättern. Das panphotometrische Blatt ist ein »Hohlblatt« mit konkaver Oberseite.

18. Es gibt auch krautige Pflanzen und staudenartige Gewächse mit krautigen Stengeln, deren Blätter ausschließlich panphotometrisch ausgebildet sind. Als Beispiel führe ich *Aristolochia Clematitis* an. Soviel ich gesehen habe, bildet diese Pflanze nur »Hohlblätter« mit konkaver Oberseite aus. Daß auch Holzgewächse existieren, welche nur panphotometrisches Laub ausbilden, habe ich oben[1] bezüglich tropischer Gewächse angegeben und gilt teilweise auch für den Ölbaum (siehe oben p. 166 und 167). So zeigt sich also im photometrischen Verhalten der Pflanzen eine Übereinstimmung des photometrischen Charakters der Blätter, insofern alle Formen der Photometrie der Blätter, welche bei Holzgewächsen konstatiert werden, auch bei kraut- und staudenartigen Gewächsen, also bei Pflanzen mit krautigen Stengeln vorkommen.

Auf die schwierige und bisher wohl — trotz vieler Versuche — doch ungelöste Frage über das Zustandekommen

[1] Siehe oben p. 136.

des euphotometrischen, beziehungsweise panphotometrischen Blattes gehe ich, wie schon oben betont, in dieser Abhandlung nicht ein; ich begnügte mich damit, den Zusammenhang zwischen der Beleuchtungsart des Blattes und seinem photometrischen Charakter durch erweiterte Beobachtungen festgestellt zu haben.

Ich bleibe aber im Rahmen dieser meiner Aufgabe, wenn ich den oben vorgeführten Fall, daß selbst bei Sonnenbeleuchtung ein Blatt euphotometrisch werden kann, also trotz Sonnenstrahlung sich doch nach dem diffusen Licht orientiert, insofern noch näher betrachte, als ich die Beleuchtungsverhältnisse ins Auge fasse, unter welchen diese merkwürdige, anscheinend paradoxe Form der photometrischen Ausbildung des Blattes stattfindet.

Steht ein solches Blatt im Sonnenlichte, so ist es selbstverständlich nicht nur der Einwirkung des direkten Sonnenlichtes, sondern gleichzeitig der des diffusen Lichtes ausgesetzt. Im allgemeinen wird die Intensität des direkten Lichtes eine größere als die des stärksten diffusen Lichtes sein und erstere wird sich desto mehr steigern, je höher die Sonne steht und je mehr sich der Einfallswinkel einem rechten nähert. Legt man nun zur richtigen Überdenkung des Sachverhaltes eine bestimmte fixe Lage des Blattes zugrunde, so ist klar, daß dieses Blatt rücksichtlich der Richtung der Sonnenstrahlen und infolgedessen auch rücksichtlich der Lichtintensität im Laufe des Tages einem fortwährenden Wechsel ausgesetzt ist. Anders ist es mit der Richtung des stärksten diffusen Lichtes des Standortes; diese ist im wesentlichen konstant, jedenfalls weitaus konstanter als die des Sonnenlichtes und diese Konstanz ist in Wirklichkeit desto größer, je kleiner das für die Beleuchtung des Blattes in Betracht kommende Lichtareal ist. Aber selbst bei großem Lichtareal kann die Konstanz der Richtung eine sehr große sein, z. B. im Waldschatten, wo infolge des Lichteinfalles das euphotometrische Blatt sehr genau die horizontale Richtung einhält. Eine gewisse Abweichung in der Richtung des stärksten diffusen Lichtes wird sich allerdings bei Sonnenbeleuchtung einstellen. Es treten kleine, sich kompensierende Abweichungen der Richtung des stärksten diffusen Lichtes

ein. Aber an trüben Tagen fallen diese Abweichungen aus. An Tagen, an welchen die Sonne von Wolken bedeckt ist, steht das Blatt unter der alleinigen Einwirkung des diffusen Lichtes. In diesem Falle bleibt selbstverständlich die Richtung des stärksten diffusen Lichtes konstant. Es zeigt sich also beim Vergleich der Sonnenbeleuchtung mit der Beleuchtung im diffusen Lichte, daß die Lichtrichtung im ersten Falle fortwährend wechseln muß, im letzten Fall aber das stärkste diffuse Licht entweder vollständig oder angenähert konstant seine Richtung beibehält.

Das euphotometrische Verhalten eines dem Sonnenlicht ausgesetzten Blattes ist also so zu verstehen, daß dessen Richtung durch das diffuse Licht bestimmt wird, welches eine sehr konstante Richtung bezüglich der Strahlen stärkster Intensität aufweist, während das im allgemeinen doch intensivere Sonnenlicht wegen des fortwährenden Wechsels seiner Richtung auf die Blattlage keinen Einfluß ausübt.

Wir stehen hier vor einer höchst interessanten Tatsache, die aber die Rätsel der Blattphotometrie einstweilen nicht löst, eher vermehrt. Dies stört aber gar nicht den Fortgang der Forschung; im Gegenteil muß man anerkennen, daß erst eine reiche Kenntnis wohlfundierter Tatsachen uns Anhaltspunkte zu einer rationellen Lösung der Frage über das Zustandekommen der Photometrie des Blattes führen wird. Übrigens steht die Tatsache des euphotometrischen Charakters eines besonnten Blattes im Einklang mit einigen anderen früher vorgeführten Tatsachen. Wir haben gesehen, daß der »kritische Punkt« sich dem Minimum des Lichtgenusses nähern (*Olea europaea*) oder in verschiedener Entfernung von diesem Minimum liegen kann, ja daß er sogar dem Maximum des Lichtgenusses sich zu nähern vermag. In unserem Falle, wenn also das Blatt bis zur intensivsten Sonnenbeleuchtung euphotometrisch bleibt, also gar keine panphotometrischen Blätter ausgebildet werden, fällt der kritische Punkt mit dem Maximum des Lichtgenusses zusammen.

Jene physiologischen Reaktionen, welche zur panphotometrischen Ausbildung der Blätter führen, vollziehen sich bei verschiedenen Pflanzen bei verschiedenen Intensitäten des

direkten Sonnenlichtes und wir haben es in Gewächsen, deren Blätter auch im Sonnenlicht euphotometrisch bleiben, mit einem Grenzfall zu tun, in welchem die Intensität des direkten Sonnenlichtes nicht mehr ausreicht, das Blatt panphotometrisch zu gestalten. Das unter solchen Verhältnissen euphotometrisch gebliebene Blatt muß somit die Fähigkeit erlangt haben, bei so hoher Lichtstärke sich schutzlos dem Lichte preisgeben zu können. Es ist anzunehmen, daß es sich anderer, nämlich in der Organisation des Blattes begründeter Mittel zweckentsprechend bedient, um sich dem äußeren Licht anzupassen. Es ist anzunehmen, daß die Organisation des Blattes dahin führt, das ins Innere des Blattes, z. B. zu den Chlorophyllkörnern gelangende Licht in zweckentsprechender Weise zu schwächen.

Zusammenfassung der wichtigeren Resultate.

Die mitgeteilten Ergebnisse schließen sich enge an die früheren Arbeiten des Verfassers über Photometrie der Laubblätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen an und enthalten mehrfach eine schärfere Präzisierung früher aufgestellter Begriffe, was hauptsächlich auf verfeinerte Methoden, insbesondere auf die Anwendung des Skioklisimeters zurückzuführen ist.

1. Jedes Laubblatt benötigt zur normalen Funktion Licht bestimmter, nämlich innerhalb bestimmter Grenzen gelegener Intensität und es regelt selbst die dem Bedürfnis entsprechende Lichtstärke.

Diese Regelung erfolgt — einen für ihre Existenz überhaupt geeigneten Standort vorausgesetzt — entweder durch die Lage des Blattes, beziehungsweise seiner Teile zur Richtung des auffallenden Lichtes oder durch die in der Organisation begründete Schwächung des Lichtes im Innern der Organe durch Absorption oder Zerstreuung oder außen und innen durch Reflexion. Es können aber auch Lage und Organisation für den gleichen Zweck zusammenwirken.

Blätter, welche ihren Lichtbedarf durch die Lage zur Richtung des Lichtes regeln, werden nach meinem Vorschlag als photometrische bezeichnet und ich habe schon früher zwei Hauptkategorien solcher Blätter unterschieden: das

euphotometrische und das panphotometrische Blatt. Ersteres orientiert sich senkrecht zum stärksten diffusen Lichte des ihm zufallenden Lichtareals, letzteres wehrt schädigendes direktes Sonnenlicht ab, nimmt aber dabei reichlich diffuses Licht auf.

Nach früheren Untersuchungen schien es, als wenn das euphotometrische Blatt mit dem Schattenblatte, das panphotometrische mit dem Sonnenblatte identisch wäre. Im großen ganzen ist dies auch richtig. Aber es kann in besonderen Fällen (*Castanea vesca*, *Paliurus aculeatus*, *Solanum nigrum*) das euphotometrische Blatt auch ein Sonnenblatt sein oder es kommt der spezifisch panphotometrische Charakter erst bei stärkerer Intensität des Sonnenlichtes zur Ausbildung, so daß z. B. in hohen Breiten das Sonnenblatt nicht panphotometrisch wird.

Daß das euphotometrische Blatt auch ein Sonnenblatt sein kann, findet seine Erklärung in der Tatsache, daß das die Blattlage bestimmende stärkste diffuse Licht trotz seiner vergleichsweise geringeren Intensität für die Lage ausschlaggebend ist, weil seine Richtung, abgesehen von sich kompensierenden Abweichungen, konstant bleibt, während die Richtung des Sonnenlichtes sich fortwährend ändert.

2. Das Zustandekommen der »fixen Lichtlage« beruht ausschließlich auf Wachstumsbewegungen; es muß deshalb bei Gewächsen, welche auf fixe Lichtlage angewiesen sind, mit Beendigung des Wachstums die Blattlage unveränderlich werden. Diese »fixe Lichtlage« bildet beim photometrischen Blatte die Regel. Es scheint nun nach tieferem Eindringen in die Sache nötig, der »fixen Lichtlage« eine »variable Lichtlage« gegenüberzustellen, bei welcher auch nach Beendigung des Wachstums die Lage des Blattes zum Lichte durch dieses vermittels Variationsbewegungen verändert werden kann. Nach den bisher angestellten Beobachtungen geht bei »variabler Lichtlage« je nach der Beleuchtung die panphotometrische Lage in die euphotometrische über und vice versa. Es ist einzusehen, daß die »variable Lichtlage« eine vollkommenere Ausbildung der Blattphotometrie als die »fixe Lichtlage« repräsentiert.

3. Den größten Gegensatz zu der vollendetsten Ausbildung des photometrischen Blattes bildet das aphotometrische Blatt, dessen Lage gar keine Beziehung zum Lichteinfall aufweist. Es wird am auffälligsten ausgebildet, wenn der Pflanze eine große Lichtfülle dargeboten wird, so daß das Blatt gar keine Lichtökonomie zu treiben braucht, im vollen Gegensatze zum schattenständigen euphotometrischen Blatte. Das aphotometrische Blatt ist gewöhnlich konzentrisch gebaut, wodurch es augenfällig wird, daß es das Licht von allen Seiten aufnehmen kann.

Einige an Moosen und gewissen Monokotylen angestellte Beobachtungen lassen vermuten, daß aphotometrische Blätter auch bei Pflanzen von sehr niedrigem Lichtbedarf vorkommen, die selbst bei sehr geringen Lichtstärken mit dem Lichte nicht haushälterisch umzugehen genötigt sind.

Da das aphotometrische Blatt seinen Lichtbedarf nicht durch die Lage regelt, so kann es diese Regulierung nur durch eine Ausbildung zuwege bringen, welche in der Blattorganisation begründet ist. Daß das photometrische Blatt nicht nur durch die Lage, sondern auch durch seine Organisation den Lichtbedarf regelt, ist selbstverständlich. Bis zu einem gewissen Grade verträgt sich der dorsiventrale Blattbau mit Aphotometrie.

4. Es wurde von mir schon früher festgestellt, daß bei vielen Pflanzen, insbesondere bei Holzgewächsen, die der Sonne ausgesetzten Blätter panphotometrisch, die im Schatten befindlichen euphotometrisch ausgebildet sind.

In dieser Abhandlung wird der Versuch gemacht, durch Lichtgenußbestimmungen den kritischen Punkt ausfindig zu machen, bei welchem ein Umschlag des panphotometrischen Blattes in das euphotometrische eintritt. Dieser kritische Punkt liegt in der Regel innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses. In extremen Fällen liegt er entweder in der Nähe des Maximums des Lichtgenusses (*Castanea vesca*) oder in der Nähe des Minimums (*Olea europaea*) oder wird faktisch gar nicht erreicht. In solchen extremen Fällen ist das ganze Laub oder fast das ganze Laub euphotometrisch, beziehungsweise panphotometrisch.

5. Es ergaben sich auch Beziehungen zwischen dem photometrischen Charakter des Blattes und der geographischen Verbreitung, speziell dem Lichtklima.

So wurde unter anderem gefunden, daß an den arktischen Vegetationsgrenzen der aphotometrische Charakter des Laubblattes vorherrscht, daß mit der Abnahme der geographischen Breite der panphotometrische Charakter des Blattes sich steigert, daß das euphotometrische Blatt in allen Zonen der Erde zur Ausbildung gelangt, im arktischen Gebiete freilich nur in Anfängen (oligophotometrische Blätter), deutlich nur unter seltenen, in der Konfiguration des Bodens begründeten Verhältnissen usw.